

KACILDA NAOMI KUKI

**EFEITO DE ESTRESSES HÍDRICO E SALINO  
SOBRE ALGUMAS ESPÉCIES NATIVAS DA RESTINGA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Curso de Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
JANEIRO - 1997

KACILDA NAOMI KUKI

**EFEITO DE ESTRESSES HÍDRICO E SALINO**  
**SOBRE ALGUMAS ESPÉCIES NATIVAS DA RESTINGA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Curso de Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA : 19 de setembro de 1996

Prof. Carlos Alberto Martinez y Huaman

Prof. Paulo Roberto Mosquim  
(Conselheiro)

Profa. Neide Maria Cordeiro Lucas

Prof. José Cambraia

Prof. Marco Antônio Oliva Cano  
(Orientador)

Aos meus pais Tiga e Takamitsu Kuki,  
pelo apoio e incentivo incondicionais

## AGRADECIMENTO

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade concedida da realização do curso; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Professor Marco Oliva Cano, pela confiança e valiosa orientação.

Ao Professor Carlos Martinez, pelas sugestões e opiniões sempre esclarecedoras.

Ao Professor Paulo Mosquim, pelo valioso auxílio nas questões de metabolismo vegetal.

Ao Professor José Cambraia, pelo exemplo de seriedade.

À Professora Neide Lucas, uma das primeiras pessoas a contribuir para o início do meu amadurecimento profissional.

Aos laboratoristas da ecofisiologia, Maria Mercês e Rogério Gomide, pelo auxílio sempre disponível.

Aos funcionários do curso de Fisiologia Vegetal, Carlos, Angelina, Osvaldo, Reginaldo e Zé Maria, pela companhia alegre e por “quebrarem - aquele - galho”.

Ao meu esposo e companheiro, Yoshimitsu, pela compreensão e ajuda inestimáveis.

Aos companheiros e amigos de curso, Susana, Bonato e Marcelo, por dividirem os bons e os maus momentos desta etapa de nossas vidas.

À minha filha, Yumi, por me ensinar, a cada dia, o quão importante são os pequenos avanços.

À Leni, pelo carinho com que ajudou a cuidar de minha filha, neste período tão sacrificante.

A Deus.

## BIOGRAFIA

Kacilda Naomi Kuki, filha de Tiga e Takamitsu Kuki, nasceu em Ipatinga, Minas Gerais, a 22 de abril de 1969.

Em julho de 1992, obteve o grau de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal do Espírito Santo. Em março de 1993, iniciou o curso de mestrado em Fisiologia Vegetal, pela Universidade Federal de Viçosa.

## CONTEÚDO

	Página
EXTRATO.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	9
2.1. Monitoramento do potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de três espécies da restinga, em condições de campo .....	9
2.2. Efeito da simulação do aerosol salino e do estresse hídrico cíclico sobre <i>Canavalia obtusifolia</i> DC .....	11
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	17
3.1. Monitoramento do potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de três espécies da restinga, em condições de campo .....	17
3.2. Efeito da simulação do aerosol salino e do estresse hídrico cíclico sobre <i>Canavalia obtusifolia</i> DC .....	27
3.2.1. Potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) e potencial hídrico ( $\Psi_w$ ).....	27
3.2.2. Ajuste osmótico . .....	31
3.2.3. Acúmulo de prolina .....	33

3.2.4. Suculência foliar .....	35
3.2.5. Características fotossintéticas .....	38
3.2.5.1. Taxa fotossintética em função da irradiância.....	38
3.2.5.2. Resistência estomática ( $r_s$ ), transpiração ( <b>E</b> ) taxa fotossintética ( <b>A</b> ).....	39
3.2.5.3. Eficiência no uso da água (E.U.A) .....	46
3.2.5.4. Eficiência fotoquímica .....	47
3.2.6. Análise de crescimento .....	50
3.2.6.1. Área foliar ( $A_f$ ) e área foliar específica (A.F.E).....	50
3.2.6.2. Comprimento do caule e da raiz .....	53
3.2.6.3. Peso de matéria seca .....	56
4. RESUMO E CONCLUSÕES .....	61
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64
APÊNDICE .....	72

## EXTRATO

KUKI, Kacilda Naomi, M.S., Universidade Federal de Viçosa, janeiro de 1997.  
**Efeito de estresses hídrico e salino sobre algumas espécies nativas da restinga.** Professor Orientador : Marco Antônio Oliva Cano. Professor Conselheiro : Paulo Roberto Mosquim.

O presente trabalho teve como objetivo verificar o efeito dos estresses hídrico e salino sobre espécies nativas da restinga. Num primeiro experimento foi monitorado o potencial osmótico das espécies *Jacquinia brasiliensis*, *Guapira pernambucensis* e *Canavalia obtusifolia*, que cresciam em campo. Mensalmente, coletou-se, em blocos aleatórios, a primeira folha mais jovem totalmente expandida de cada espécie e extraiu-se o suco celular, utilizado para a leitura do potencial osmótico no microsmômetro de precisão. Verificou-se que o potencial osmótico das três espécies variou de acordo com o índice pluviométrico, apresentando elevada correlação linear negativa. Num segundo experimento verificou-se o efeito da simulação do estresse hídrico cíclico e do

aerosol salino sobre *C. obtusifolia*, em quatro tratamentos, sem estresse (SE), estresse com aerosol salino (ES), estresse hídrico cíclico (EH) e estresse hídrico cíclico mais aerosol salino (EHES). O delineamento foi de parcelas subdivididas em fatorial 2x2, dispostas em blocos casualizados. Os tratamentos com estresse hídrico constaram da suspensão da irrigação dos vasos até que o potencial hídrico do solo atingisse o valor aproximado de -1,5 MPa, quando a irrigação era retomada até elevar o potencial hídrico a -0,03 MPa. Nos tratamentos com aerosol salino foi aplicada uma solução de NaCl, a 450 mM, sobre as folhas. No total foram oito semanas de estresses hídrico e salino e, no final de cada semana, as plantas eram expostas à simulação de chuva. A cada duas semanas, foram realizadas avaliações fisiológicas e de crescimento. O aerosol salino e o estresse hídrico provocaram redução significativa nos potenciais osmótico e de pressão das folhas, enquanto o potencial hídrico das mesmas não variou. Os tratamentos com estresses induziram a um ajuste osmótico nas folhas em relação ao tratamento SE. O tratamento EH provocou incremento no conteúdo de prolina. A suculência foliar foi incrementada pelo aerosol salino. A resistência estomática incrementou, enquanto a transpiração e a taxa fotossintética decresceram, nos tratamentos com estresses hídrico e salino. As eficiências no uso da água e fotoquímica não foram afetadas pelos estresses. O crescimento, tanto em extensão quanto em ganho de matéria seca, não foi severamente reduzido por nenhum dos tratamentos.

## ABSTRACT

KUKI, Kacilda Naomi , M.S., Universidade Federal de Viçosa, January, 1997.  
**Effects of water and salt stresses under some native species of restinga.** Adviser : Marco Antônio Oliva Cano. Committee Member : Paulo Roberto Mosquim.

The present work objected to verify the effects of water and salt stresses under native species of restinga. In the first experiment the osmotic potential of the species *Jacquinia brasiliensis*, *Guapira pernambucensis* and *Canavalia obtusifolia*, in the field condition, was monitored. During one year, every month the first young totally expanded leaf of each species was randomized collected. The cellular sap of these leaves were collected and their osmotic potential determined by microsmometer. It was verified that the osmotic potential of those species changed with the amount of the rain fallen in the month, showing high

negative linear correlation. In the second experiment were verified the effects of the water cyclic stress and salt spray on *C. obtusifolia* cultivated in pots under glasshouse conditions. Four treatments were applied on this specie : no stress (SE), salt spray stress (ES), water cyclic stress (EH) and water cyclic stress plus salt spray stress (EHES). The statistical delimitation adopted was the subdivided parcel in factorial 2x2 distributed in randomized blocks. In the treatments with water stress, the irrigation was cut until the water potential of the soil had reached -1,5 MPa, when the irrigation was retook to rise the soil potential to -0,03 MPa. In the treatments with salt spray, the plants were treated with a solution of 450 mM of NaCl daily sprayed on their leaves. The treatments were applied during eight weeks and on the end of each week, the plants were submited to a rain fall simulation. Each two weeks were carried out physiological and growth analysis. The salt spray and the water stresses reduced the osmotic and the pressure potential of the leaves, while the water potential did not changed. The three treatments with stresses induced to an osmotic ajustement of the leaves in relation to the treatment SE. The treatment EH increased the proline content. The leave`s succulence was improved by salt spray. The stomatal resistance was improved, while the transpiration and photossyntetic rates were reduced by both stresses. The water and photochemical efficiencies did not change. The growth of the plants was not reduced severaly on nome of the treatments.

## 1. INTRODUÇÃO

A planície litorânea brasileira é recoberta, numa extensão de aproximadamente 5.000 km, por uma variada vegetação, que constitui a restinga, um ecossistema composto por diversas comunidades ou formações vegetais. As espécies que povoam a restinga estão sujeitas a diferentes fatores do ambiente, que influenciam na sua distribuição temporal e espacial.

Algumas espécies, como *Guapira pernambucensis* (Casar) Lund, uma Nyctaginaceae, são encontradas em diferentes regiões da restinga. As maiores freqüências da referida espécie ocorrem nas formações pós-praia, restinga de Ericaceae e restinga de *Clusia*, que se encontram a distâncias crescentes da zona das marés e apresentam características ambientais distintas (PEREIRA, 1990).

O comportamento de *G. pernambucensis*, bem como das demais espécies de maior distribuição na restinga, apresenta variações marcantes de um local para o outro. Isso provavelmente se deve às diferentes condições microambientais de cada formação por ela povoada. Por exemplo, na formação pós-praia, mais próxima à zona das marés, *G. pernambucensis* apresenta um hábito forçosamente rasteiro, possivelmente em razão da maior intensidade dos ventos e do aerosol salino provenientes do oceano. Ao contrário, nas formações mais distantes da praia, restinga de *Clusia* e restinga de Ericaceae, esta

espécie apresenta hábito de crescimento arbustivo, atingindo cerca de 1,5 m de altura (PEREIRA, 1990). Essas diferenças comportamentais, provavelmente, não se restringem ao aspecto morfológico, envolvendo também variações no funcionamento da planta.

Outras espécies, como *Canavalia obtusifolia* D.C. e *Jacquinia brasiliensis* (Menz), apresentam distribuição fitossociológica mais restrita. *C. obtusifolia*, uma Fabaceae, é encontrada, juntamente com outras espécies de hábito reptante, somente na formação psamófila reptante, enquanto *J. brasiliensis* povoa a formação pós-praia das dunas praianas das restingas (PFADENHAEUR, 1978; HENRIQUES e HAY, 1992). Essas formações estão bem próximas à zona das marés, sofrendo a ação constante do aerosol salino e dos ventos.

Em seu habitat natural, essas três espécies sobrevivem em zonas topográficas que as expõem às simultâneas situações de estresse, como as variações na salinidade e na disponibilidade de água do solo, a pobre composição mineral do solo e os ventos intensos (ANDRADE, 1977; PEREIRA, 1990). Entretanto, o principal fator que interfere na sobrevivência das espécies vegetais é a ação predatória antropogênica, que coloca em risco não somente algumas espécies, mas todo o complexo de restingas do País.

Os solos arenosos litorâneos apresentam baixos potenciais hídricos em razão da sua natureza física, que retém pouca umidade. A salinidade do meio também representa uma situação de estresse que interfere nos processos fisiológicos dos vegetais, quer seja por inibição osmótica, ao decrescer o potencial hídrico do solo, ou por toxicidade iônica (FLOWERS et al., 1986). Porém, apesar de a superfície das dunas ser rica em sais clorídricos, como o NaCl, as concentrações na areia não ultrapassam os valores mínimos encontrados em solo classificados como salinos (BOYCE, 1954). Isso se deve, em parte, à granulometria do solo, que permite uma rápida lixiviação dos sais, enquanto a água das chuvas facilmente percola o perfil do solo (OOSTING e BILLINGS, 1942).

A maior ação da salinidade em regiões costeiras, principalmente aquelas mais próximas à zona das marés, talvez seja na forma do aerosol salino, que traz,

em suspensão, gotículas da solução salina do mar (POLJAKOFF-MAYBER e GALE, 1975). A exposição a essa forma de salinidade pode afetar, também, a distribuição e a sobrevivência das espécies vegetais litorâneas (BARBOUR, 1978). Contudo, existem poucos dados referentes à atuação dessa forma de estresse salino sobre os processos fisiológicos das plantas. Em espécies mais sensíveis são comuns o chamuscamento das folhas e a inibição do crescimento. Existe ainda a possibilidade de alterações metabólicas e hídricas no mesófilo, em virtude da penetração dos sais depositados sobre as folhas (WAISEL, 1972; KANNAN, 1974; YEO, 1983).

Os processos que limitam o funcionamento das plantas expostas às situações de estresse hídrico ou salino são geralmente similares. Em ambos os casos pode ocorrer uma desidratação dos tecidos, em razão dos baixos potenciais hídricos no solo ou por efluxo da água para o meio externo hipertônico, que pode provocar um colapso no metabolismo celular (PASSIOURA, 1986). Em decorrência do estresse hídrico, as plantas podem apresentar alterações nas taxas fotossintéticas e de crescimento, bem como modificações em suas relações hídricas (CHAPIN, 1991).

As espécies adaptadas às condições de seca e, ou, de salinidade utilizam-se de estratégias que lhes permitem sobressair em meio a situações de estresse. O ajuste osmótico, o desenvolvimento da suculência e a redução na transpiração são alguns dos mecanismos utilizados pelas espécies halófitas, xerófitas e xerohalófitas (FLOWERS et al., 1977; LARCHER, 1995).

Sob condições de estresse hídrico, provocado por seca ou salinidade, essas espécies podem criar um gradiente hídrico favorável com o solo, por meio do ajuste osmótico ou osmorregulação. Nesse fenômeno ocorre o decréscimo do potencial osmótico das células, pelo acúmulo de solutos, que possibilita o influxo da água para a planta (HELLEBUST, 1976; MUNNS, 1986).

Em geral, nas espécies halófitas e xerohalófitas, o acúmulo de íons inorgânicos como o  $\text{Na}^+$  e o  $\text{Cl}^-$ , encontrados em abundância no ambiente, desempenha o principal papel no ajuste (LONGSTRATH et al., 1984; SHENNAN et al., 1987b). Acredita-se que esses íons sejam compartimentalizados no vacúolo celular, evitando assim danos ao metabolismo. O equilíbrio das relações

osmóticas intracelulares ficaria a cargo dos solutos orgânicos, denominados compostos compatíveis, por não interferirem no metabolismo celular (FLOWERS et al., 1977). Em xerófitas e glicófitas, também se verifica a ocorrência do ajuste osmótico, porém, nessas plantas, os solutos orgânicos são considerados os principais elementos envolvidos no fenômeno (FLOWERS et al., 1986; BLUM, 1989).

Esta resposta de ajuste osmótico, pelo acúmulo de solutos orgânicos, parece ser comum às plantas de diferentes comportamentos metabólicos. FENG e BOERSMA (1994), trabalhando com plântulas de espécies C-3 e C-4, atribuíram a resistência de ambas ao estresse hídrico à capacidade de manutenção do potencial de pressão, ou turgescência, por meio do ajuste osmótico que essas espécies apresentaram quando submetidas ao estresse.

A participação de solutos orgânicos no ajuste osmótico, para a manutenção do equilíbrio hídrico, durante períodos de seca, parece depender da forma como o déficit se desenvolve. FLOWERS e LUDLOW (1986) verificaram que *Cajanus cajan* apresentou valores de ajuste osmótico mais efetivos quando a suspensão da irrigação foi gradativa e não abrupta. Atribui-se este melhor ajuste ao maior tempo que a planta dispôs para acumular solutos orgânicos, por causa da lentidão no desenvolvimento do estresse.

A prolina é considerada um soluto compatível que se acumula em plantas sob estresse tanto hídrico como salino (SMIRNOFF, 1995). NAIDU et al. (1987) verificaram que o acúmulo de prolina ocorreu em plantas de *Melaleuca lanceolata*, submetidas a ambas as condições de estresse. Contudo, o ajuste osmótico atribuído ao iminoácido só foi significativo no tratamento com NaCl.

É possível que a síntese e o acúmulo de prolina dependam de outros fatores não totalmente compreendidos. Por exemplo, folhas excisadas de cevada mantidas sob estresse hídrico acumularam prolina em relação ao controle. Esse acúmulo foi incrementado significativamente quando as folhas foram mantidas sob luz constante por 24 horas, sugerindo-se a necessidade de um composto proveniente da fotossíntese (JOYCE et al., 1984; JOYCE et al., 1992). Dados similares foram obtidos por ARORA e SARADHI (1995), que demonstraram que o teor de prolina em *Vigna radiata*, exposta a estresses hídrico, salino e mineral,

incrementou quando os tratamentos foram combinados com a condição de luz constante.

O desenvolvimento da suculência foliar representa outra importante estratégia que assegura às plantas um suprimento hídrico extra em condições de salinidade ou de déficit de água no solo, garantindo que o potencial hídrico das mesmas não se altere, mesmo quando o potencial do meio externo alcança valores extremamente negativos (LARCHER, 1995).

A manutenção do potencial de pressão ou turgescência, quer seja pelo ajuste osmótico, pelo desenvolvimento da suculência ou por qualquer outra estratégia, garante à planta melhores condições para resistir a períodos de seca ou salinidade no ambiente, por assegurar a continuidade de processos fisiológicos essenciais à sobrevivência.

As quedas na fotossíntese ocorridas em situações de estresse hídrico e salino podem estar correlacionadas tanto com as respostas estomáticas como não-estomáticas da planta (SCHULZE, 1986). FLANAGAN e JEFFERIES (1988) constataram que, quando plântulas de *Plantago maritima* cresciam em condições de salinidade com NaCl, a taxa fotossintética de suas folhas era apenas levemente reduzida, a despeito do grande acúmulo de Na<sup>+</sup> nas folhas. A redução observada foi atribuída à resistência estomática e às baixas concentrações de CO<sub>2</sub> interno. O fechamento estomático observado, por sua vez, levou a uma menor transpiração, contribuindo para o uso mais eficiente da água.

A redução da abertura estomática em plantas submetidas a estresses representa uma importante estratégia dos vegetais superiores na manutenção de sua sobrevivência. A consequência direta desse fenômeno é a redução na perda de vapor de água pelos estômatos, que contribui para a manutenção de um suprimento hídrico nas células e capacita a planta sobreviver a períodos de estresses hídrico ou salino (NOBEL, 1991).

Entretanto, do mesmo modo que o aumento da resistência estomática restringe a transpiração, a absorção de CO<sub>2</sub> pode ser reduzida pelo fechamento dos estômatos. Porém, dependendo da sensibilidade da espécie e da intensidade do estresse atuante, pode ocorrer maior restrição da difusão de um ou dos dois gases (LARCHER, 1995). A eficiência no uso da água indica a

quantidade de CO<sub>2</sub> que está sendo absorvida por unidade de água transpirada pela folha, durante um período de estresse (NOBEL, 1991).

Dentre as respostas não-estomáticas relacionadas com o declínio da fotossíntese, em situações de estresses salino e hídrico, cita-se o decréscimo da atividade de algumas enzimas, como a ribulose bifosfato carboxilase (RUBISCO) (SEEMANN e CRITCHELEY, 1985; KICHEVA, 1994). *In vitro*, a atividade da RUBISCO, tanto em plantas halófitas como glicófitas, é significativamente reduzida, na presença de NaCl (CHEESMAN, 1988; WILKINSON, 1994). Em *Phaseolus vulgaris* foi comprovado, *in vivo*, que a queda da fotossíntese estava relacionada com o declínio significativo do *pool* e da atividade da RUBISCO, quando as plantas foram expostas ao estresse salino (SEEMANN e SHARKEY, 1986). Porém, as concentrações de Na<sup>+</sup> + Cl<sup>-</sup> nos cloroplastos de plantas glicófitas (ROBISON et al., 1983) e halófitas (ROBISON et al., 1985) permanecem relativamente constantes, mesmo com uma ampla variação da concentração do NaCl no meio externo. Assim, a salinidade poderia influenciar a ação da RUBISCO somente quando a capacidade de compartimentação dos íons Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> no vacúolo fosse excedida.

A variação na eficiência fotoquímica representa outro fator não-estomático que pode interferir no desempenho fotossintético de plantas submetidas a estresse. Como a energia luminosa absorvida pelos fotossistemas (FSI e FSII) é perdida em parte como calor e em parte reemitida como fluorescência, qualquer dano no sistema captor de luz, principalmente no FSII, pode causar modificações no padrão de emissão da fluorescência (BUTTLE, 1977).

Sob condições de estresse hídrico, entretanto, a capacidade fotoquímica do PSII parece ser pouco afetada, a não ser que ocorra um dano fotoinibitório paralelo provocado por radiação intensa (BJORKMAN, 1984). Em dois cultivares de trigo, um sensível e outro resistente à seca, crescendo em condições de estresse hídrico, não foi constatada qualquer variação na capacidade fotoquímica, medida pela razão entre as fluorescências variável e máxima (FV/FM) (KICHEVA et al., 1994). Já em plantas de *Nerium oleander* sob estresse hídrico foi verificado um declínio significativo da razão FV/FM somente nas folhas

que ficaram totalmente expostas à luz do dia, atribuindo-se isso a um provável dano fotoinibitório causado pelo excesso de luz (BJORKMAN e POWLES, 1984).

A ação da salinidade sobre a capacidade fotoquímica é menos compreendida. Sabe-se que para plantas em que o Na<sup>+</sup> parece ser essencial, como para algumas espécies C-4, a supressão do NaCl causa redução na razão da fluorescência. Em espécies em que o Na<sup>+</sup> não aparece como mineral essencial, a presença ou ausência do sal não interfere no processo fotossintético (GROF et al., 1986).

Nas plantas que se encontram sob estresse, o crescimento dos órgãos pode ser afetado em diferentes proporções. Assim, indivíduos que enfrentam déficits hídricos moderados tendem a reduzir o crescimento da porção aérea e investir no crescimento, em extensão, das raízes. Esse padrão é similar em condições de salinidade moderada, onde, em geral, o crescimento das folhas e do caule parece ser mais afetado do que o das raízes (LARCHER, 1995).

A redução na área foliar em plantas sob estresse hídrico e, ou, salino representa uma estratégia que pode auxiliar a sobrevivência da espécie, uma vez que esse mecanismo garante redução da área potencialmente transpirante e, portanto, melhor economia hídrica (ASPINALL, 1986; MUNNS e TERMINAT, 1986).

A salinidade pode afetar o crescimento do vegetal, dependendo das concentrações salinas e da susceptibilidade da espécie a elas. As halófitas têm seu crescimento estimulado em soluções com um concentração máxima de 250 mM de NaCl, acima da qual o processo é desacelerado (POLJAKOFF-MAYBER e GALE, 1975; FLOWERS et al., 1986). O crescimento estimulado pelo NaCl é atribuído, principalmente, ao efeito do acúmulo de íons Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> nos tecidos, que, além de possibilitar a manutenção da turgescência, contribui para o incremento da massa seca da planta (FLOWERS et al., 1977). O rápido crescimento em extensão, observado em algumas halófitas, é considerado uma forma de diluição secundária dos íons acumulados nos tecidos e não uma consequência direta do processo de ajuste osmótico (CHEESMAN, 1988).

As espécies da restinga, *C. obtusifolia*, *G. pernambucensis* e *J. brasiliensis*, por povoarem um ecossistema costeiro, defrontam-se

constantemente com alguns dos problemas relacionados com a salinidade, na forma de aerosol, e com a variação do suprimento hídrico do solo.

Visando obter melhor entendimento da capacidade que essas referidas espécies possuem para resistir aos diferentes tipos de estresse do ambiente, em particular a disponibilidade de água, foi proposto um monitoramento do potencial osmótico das espécies, em campo, correlacionando-o com fatores como índice pluviométrico e algumas características do solo.

Particularmente, graças ao seu crescimento reptante acelerado e ao seu sistema radicular de grande extensão, *C. obtusifolia* desempenha um papel primordial na fixação e na sucessão vegetal das dunas praianas. Visando contribuir para a compreensão de alguns aspectos da fisiologia e do crescimento de *C. obtusifolia*, foi elaborado um segundo estudo, procurando retratar as situações de estresses hídrico cíclico e salino, na forma de aerosol, aos quais esta espécie está sujeita em seu habitat natural.

## 2. MATERIAL E METÓDOS

### 2.1. Monitoramento do potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de três espécies da restinga, em condições de campo

Neste experimento, foi monitorado o potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de *Canavalia obtusifolia* D.C., *Guapira pernambucensis* (Casar) Lund e *Jacquinia brasiliensis* (Menz), que cresciam em condições de campo, na restinga de Setiba, Guarapari, localizada a 20° 39' S e 40° 30' W, no Estado do Espírito Santo.

A flora das restingas é composta por diferentes comunidades ou formações vegetais. A Figura 1 mostra um perfil da restinga, enfocando as formações vegetais ocupadas por *C. obtusifolia*, *J. brasiliensis* e *G. pernambucensis*. As duas primeiras espécies estão restritas a somente uma formação, psamófila reptante e pós-praia, respectivamente, que se situam a cerca de 10 m da zona das marés. Já *G. pernambucensis* povoa três diferentes formações, pós-praia, restinga de *Clusia* e restinga de Ericaceae, estando estas duas últimas a aproximadamente 1.000 m da zona das marés (PEREIRA, 1990)

O monitoramento do  $\Psi_s$  de *G. pernambucensis*, em três formações vegetais, e *J. brasiliensis*, da formação pós - praia foi realizado ao longo do

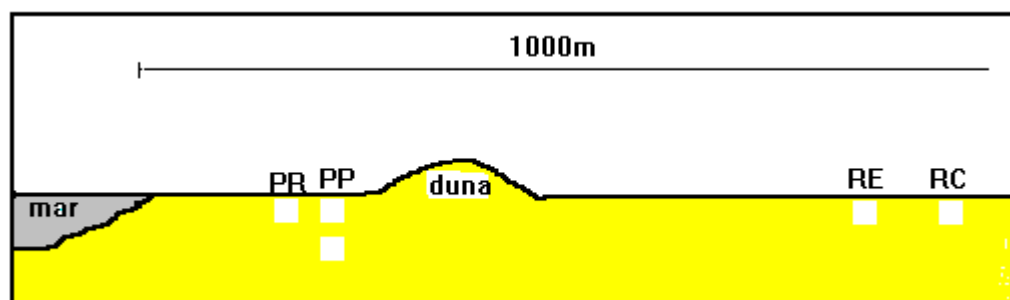


Figura 1 - Perfil da restinga, apresentando as quatro formações vegetais povoadas por *C. obtusifolia* ( ), *J. brasiliensis* ( ), *G. pernambucensis* ( ). Formações psamófila reptante (PR), pós-praia (PP), restinga de Ericaceae (RE) e restinga de *Clusia* (RC).

ano de 1994, a cada dois meses, de janeiro a dezembro. As coletas das folhas de *G. pernambucensis* foram realizadas, separadamente, nas três formações por ela povoadas: pós-praia, restinga de *Clusia* e restinga de Ericaceae. O monitoramento do  $\Psi_s$  de *C. obtusifolia*, da formação psamófila reptante, foi realizado mensalmente, no ano de 1995, de janeiro a junho. Em ambos os casos, as coletas foram realizadas sempre entre 8 e 10 horas da manhã.

O  $\Psi_s$  foi determinado somente na primeira folha totalmente expandida, a partir do ápice caulinar, coletada aleatoriamente de diversos indivíduos de aspecto sadio de cada espécie, nas correspondentes formações que povoavam. A cada época determinada, cerca de 100 g de folhas eram colhidos e lavados em água deionizada e congelados, para posterior extração de cinco amostras do suco celular, por meio de uma prensa manual. O suco obtido era centrifugado por 15 minutos a 2.500 x g e o sobrenadante separado para leitura do  $\Psi_s$ , utilizando o método crioscópico (SLAVIK, 1974), com o auxílio de um microsmômetro de precisão.

Os resultados médios mensais do potencial osmótico foram, então, submetidos a uma análise de regressão, em função dos dados de precipitação pluviométrica total, do mês referente à coleta, fornecidos pela estação meteorológica de Vitória /ES (EMCAPA).

Os solos das quatro formações vegetais, ocupados pelas espécies citadas, foram submetidos a análises química e física, para posterior confrontação com os resultados do  $\Psi_s$  de cada espécie. As curvas de retenção de umidade dos solos foram construídas a partir dos valores determinados pelo método da cápsula de pressão, utilizando-se amostras de 20 g de solo coletadas a 0-20 cm de profundidade. A granulometria dos solos foi determinada, utilizando-se o método da pipeta (OLIVEIRA e PAULA, 1979). As características químicas dos solos foram determinadas pelo método C.O., Walkley-Black (PAULA, 1979)

## **2.2. Efeito da simulação do aerosol salino e do estresse hídrico cíclico sobre *Canavalia obtusifolia* DC.**

Apesar de as três espécies citadas no experimento anterior (2.1) estarem sujeitas à ação do aerosol salino e do estresse hídrico, optou-se por utilizar *C. obtusifolia* neste segundo segmento do trabalho, em virtude de seu crescimento mais acelerado e da sua importância nos primeiros estádios da sucessão nas dunas praianas.

Neste experimento testou-se o efeito da simulação do aerosol salino e do estresse hídrico cíclico sobre *C. obtusifolia*, acondicionada em casa de vegetação, na Universidade Federal de Viçosa, localizada a 20° 45' S e 42° 51' W, no Estado de Minas Gerais.

Frutos maduros de *C. obtusifolia* foram coletados na formação psamófila reptante, da restinga de Setiba, em março de 1995, escolhendo-se dentre aquelas plantas visivelmente sadias. Em laboratório, na Universidade Federal de Viçosa, os frutos foram colocados a secar em temperatura e luminosidade ambientes, por aproximadamente duas semanas. Decorrido esse período, as sementes foram debulhadas e selecionadas, de acordo com um tamanho-padrão de 1,5 cm de comprimento, para a semeadura.

Após esterilização com hipoclorito de sódio a 1% e lavagem em água destilada, as sementes foram escarificadas com um estilete e postas a germinar

em câmara própria, a 30° C, sob escuridão contínua, em cubas de plástico forradas com papel-filtro umedecido com água destilada. Após a protusão da radícula, as sementes recém-germinadas foram transferidas para a casa de vegetação e acondicionadas em vasos plásticos com capacidade para 2 L, preenchidos com o solo originário da formação de psamófilas reptantes, submetido a análises química e física. As características deste solo não foram alteradas.

A umidade do solo foi controlada pelo método gravimétrico, pesando-se os vasos diariamente, e o seu potencial hídrico foi estimado a partir da curva de retenção de umidade (SLATYER, 1967), apresentada na Figura 2.

Os tratamentos aplicados, a partir do 37° dia após o plantio nos vasos, quando o primeiro trifólio encontrava-se totalmente expandido, foram : 1) plantas mantidas em solo na capacidade de campo e não expostas ao aerosol salino, ou sem estresse (SE); 2) plantas mantidas em solo na capacidade de campo e expostas ao aerosol salino (ES); 3) plantas sob estresse hídrico cíclico e não expostas ao aerosol salino (EH); e 4) plantas sob estresse hídrico cíclico e expostas ao aerosol salino (EHES).

Nos tratamentos ES e EHES, cerca de 20 ml de solução salina era aplicada na forma de aerosol, sobre a parte aérea das plantas, mediante o uso de uma bomba de pulverização manual, deixando-se somente uma fina película da solução sobre as folhas. As aplicações foram realizadas uma vez ao dia, pela manhã, durante seis dias consecutivos, com uma solução de 450 mM de NaCl, próxima à concentração da água do mar. No sétimo dia de tratamento as plantas eram submetidas à simulação de chuva com água destilada. Para aplicação do estresse hídrico cíclico, nos tratamentos EH e EHES, o solo era irrigado até a capacidade de campo (-0,03 MPa) e, então, suspensas as regas até que o potencial atingisse o valor aproximado de -1,5 MPa, quando se retomava a irrigação (Figura 3). Ao todo foram oito semanas de estresses hídrico e salino, com duração de sete dias cada.

Durante o período em que as plantas permaneceram na casa de vegetação, as temperaturas máxima e mínima foram 35°C e 10°C,

respectivamente, e a umidade relativa do ar alcançou os valores máximo e mínimo de 100% e 40%.

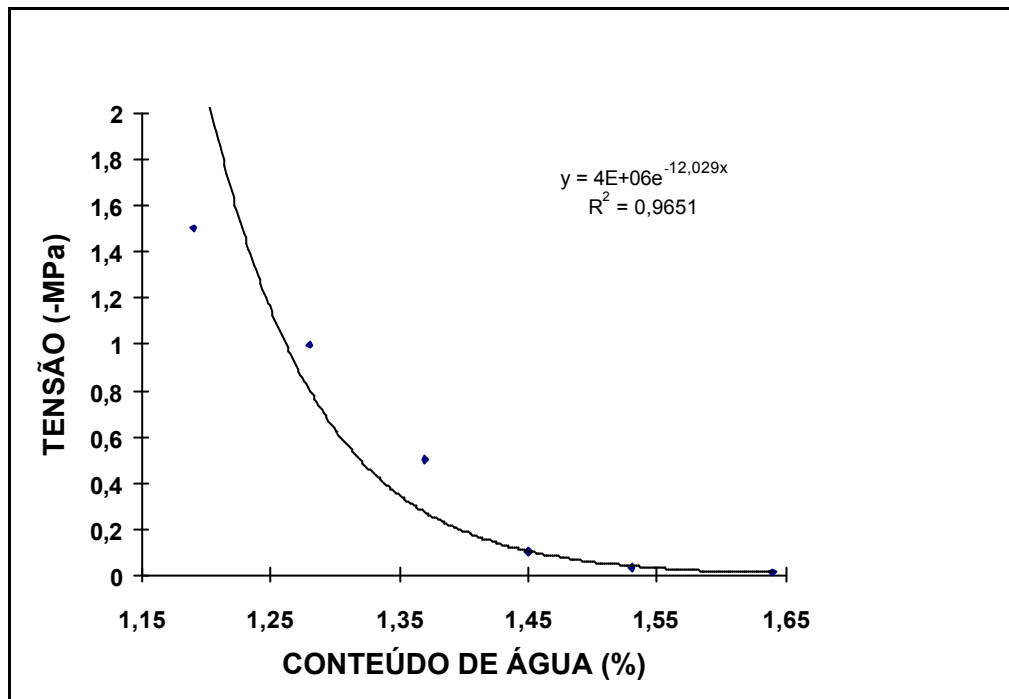


Figura 2 - Curva de retenção de umidade do solo da formação psamófila reptante.

O delineamento experimental foi de parcelas subdivididas, em fatorial 2x2 nas parcelas, dispostas em blocos casualizados, com quatro repetições. A unidade experimental constou de duas plantas por vaso, e cada parcela correspondeu a uma época de coleta dos dados.

A primeira coleta de dados foi realizada a partir da segunda semana de estresses hídrico e salino, repetindo-se a cada duas semanas, um dia antes da reirrigação, perfazendo, no total, quatro diferentes épocas de avaliações.

Foram avaliados os seguintes parâmetros: potenciais hídrico ( $\Psi_w$ ), osmótico ( $\Psi_s$ ) e de pressão ( $\Psi_p$ ), ajuste osmótico, transpiração (**E**), resistência estomática ( $r_s$ ), taxa fotossintética (**A**), eficiência do uso da água (E.U.A.),

eficiência fotoquímica do fotossistema II (razão  $F_v / F_m$ ), acúmulo de prolina, suculência foliar e alguns parâmetros de crescimento.

Os dados referentes aos potenciais e as características fotossintéticas **A**,  $r_s$ , **E**, E.U.A. e eficiência fotoquímica foram obtidos a partir das médias dos

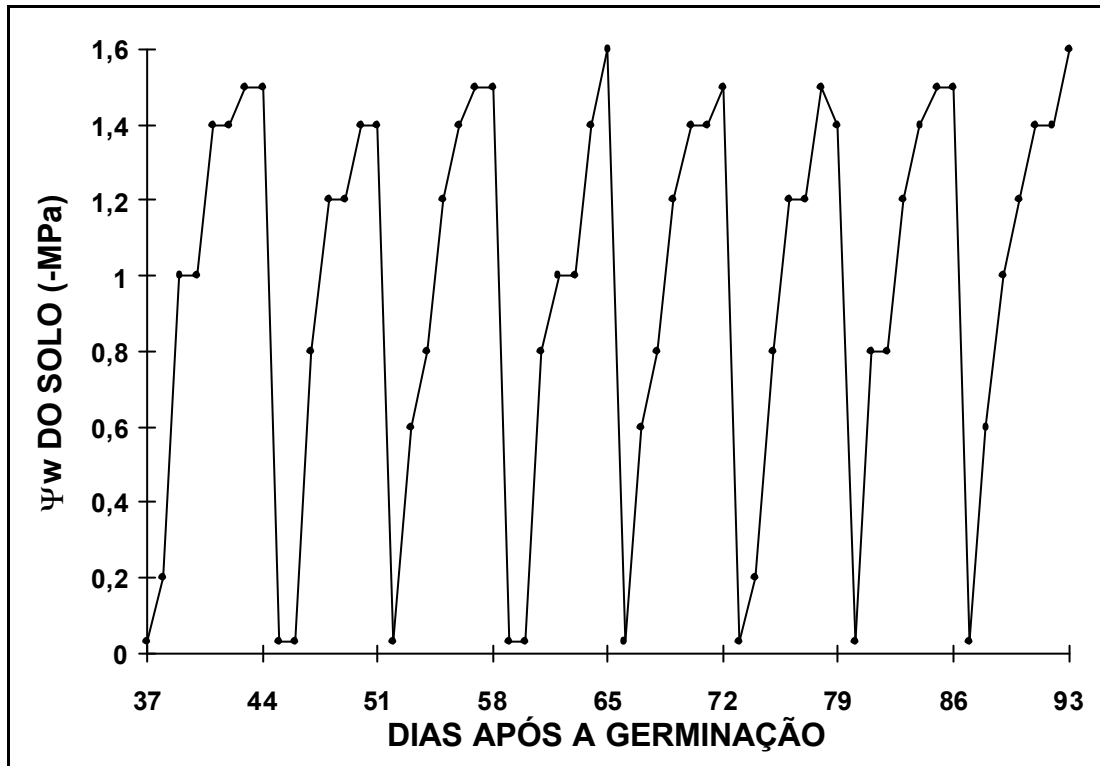


Figura 3 - Potencial hídrico do solo durante os ciclos de estresse hídrico nos tratamentos EH e EHES. As épocas das avaliações estão marcadas com o círculo ( ).

dados obtidos nas diferentes épocas de avaliação e submetidos ao teste de média Scott-Knott, a 5% de significância. Já os dados referentes ao acúmulo de prolina, ao desenvolvimento da suculência e ao crescimento correspondem às médias obtidas em cada época de avaliação e foram submetidos à análise de variância pelo teste F, a 5% de significância.

O  $\Psi_w$  das folhas foi determinado com a bomba de pressão SKYE SKPM-400 (SCHOLANDER et al., 1965), sempre entre 7 e 9 horas da manhã. As folhas utilizadas eram então acondicionadas em frascos vedados e congeladas, para

posterior determinação do seu  $\Psi_s$ , utilizando o método crioscópico, conforme descrito no experimento anterior. Valores do ajuste osmótico foram calculados pela diferença entre o potencial osmótico dos tratamentos EH, ES, EHES e o tratamento SE. O  $\Psi_p$  de cada tratamento foi obtido utilizando-se os valores médios dos potenciais hídrico e osmótico das plantas na equação  $\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$ .

A taxa fotossintética (**A**), a resistência estomática ( $r_s = 1/g_s$ , sendo  $g_s$  a condutância) e a transpiração (**E**) foram medidas em um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LCA-2. As leituras eram feitas entre 9:30 e 11:30 horas da manhã, em ambiente com luz e temperatura de 25°C controláveis. A irradiância luminosa na qual foram feitas as leituras foi de 850  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , fixada por meio de uma curva de irradiância construída a partir dos valores de **A** de *C. obtusifolia* medida em diferentes irradiâncias. A eficiência no uso de água (E.U.A.) foi calculada a partir dos valores da **A** e da **E**, referentes a cada tratamento, pela equação  $\text{E.U.A.} = \text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$  (NOBEL, 1991).

As avaliações da eficiência fotoquímica do FS II foram realizadas por meio da análise das variações na razão  $F_v / F_M$  da fluorescência, medidas com o fluorômetro PLANT EFFICIENT ANALYSER -PEA (Hansatech, UK).

A quantificação do acúmulo de prolina em respostas aos tratamentos, ao longo dos ciclos, foi feita usando-se a metodologia proposta por BATES et al. (1973), com o auxílio da equação de regressão  $y = 0,0305x + 0,0104$  ( $R = 0,994$ ).

A suculência foliar foi determinada pela equação  $S = (\text{PMFf}/\text{Af}) - (\text{PMSf}/\text{Af})$ , segundo LONGSTRETH e NOBEL (1979).

As determinações de todos os parâmetros citados anteriormente foram pontuais, utilizando sempre a folha mais jovem totalmente expandida de cada planta, padronizando-se o órgão foliar exposto aos estresses.

A análise do crescimento, ao longo dos ciclos, incluiu variação no peso de matéria seca das folhas (PMSf), das raízes (PMSr) e dos caules (PMSc), comprimento do caule (Cc) e da raiz (Cr), área foliar (Af) e área foliar específica (A.F.E. =  $\text{Af}/\text{PMSf}$ ). A matéria seca foi obtida após a secagem dos órgãos em estufa de ventilação forçada, a 80°C, por 72 horas. A área foliar foi determinada com o auxílio da equação de regressão (Figura 4), obtida previamente pela correlação entre a área foliar medida pelo integralizador de área e o produto

entre comprimento e largura foliares de 100 folhas coletadas aleatoriamente em campo.

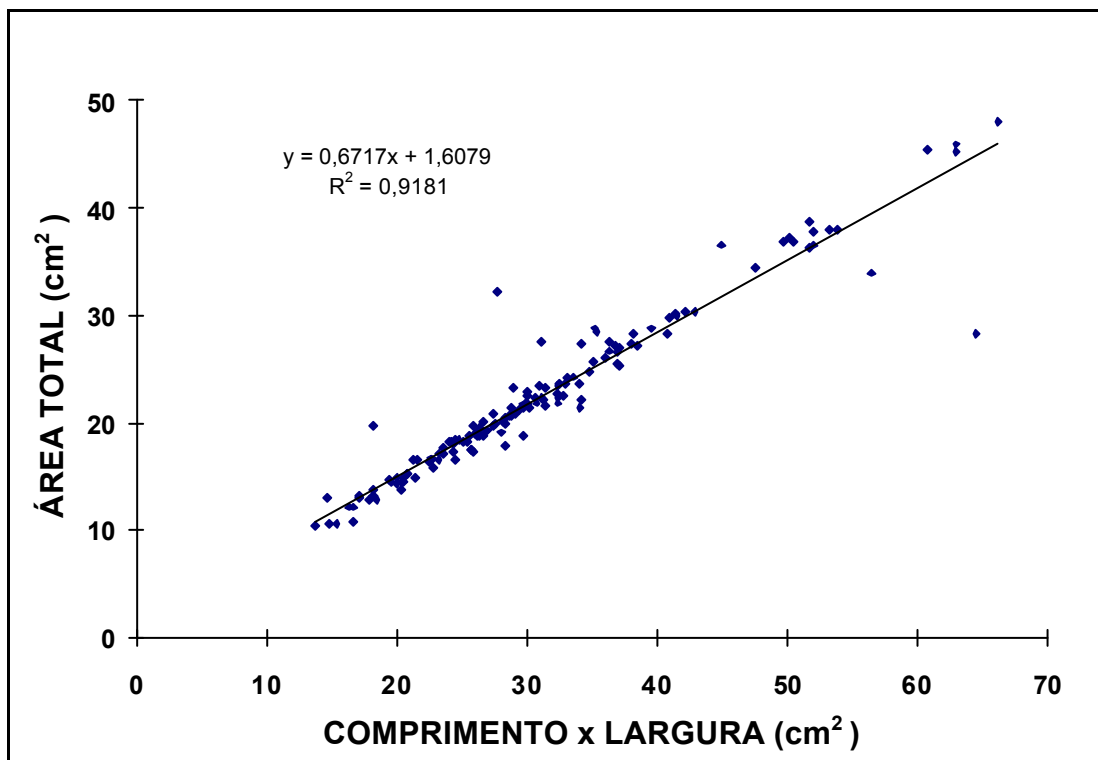


Figura 4 - Curva de regressão da área foliar em *C. obtusifolia* em função do produto entre o comprimento e a largura foliar.

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1. Monitoramento do potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de três espécies da restinga, em condições de campo

Dentre os fatores ambientais que podem provocar variações nas respostas hídricas das plantas estão a precipitação pluviométrica e a demanda evaporativa da região, por estarem diretamente relacionadas com a disponibilidade de água para as plantas.

Os  $\Psi_s$ , obtidos das três espécies, nas formações mais próximas à zona das marés, apresentaram correlação linear negativa com a precipitação pluviométrica referente ao mês de coleta (Figura 5). Esta correlação foi similar para *G. pernambucensis* nas três formações por ela povoadas (Figura 6).

A relação entre o  $\Psi_s$  das três espécies monitoradas com o índice de evaporação não foi significativa. Os coeficientes de determinação foram de  $R^2 = 0,06$ ,  $R^2 = 0,00$  e  $R^2 = 0,29$ , respectivamente, para *J. brasiliensis*, *G. pernambucensis* e *C. obtusifolia*. Como a evaporação é um evento localizado (LARCHER, 1995), é provável que os valores coletados na estação meteorológica não tenham correspondido aos valores verdadeiros nas formações vegetais onde as três espécies ocorrem.

Esses resultados, a princípio, demonstram que a disponibilidade de chuva é o principal evento meteorológico a interferir no comportamento hídrico

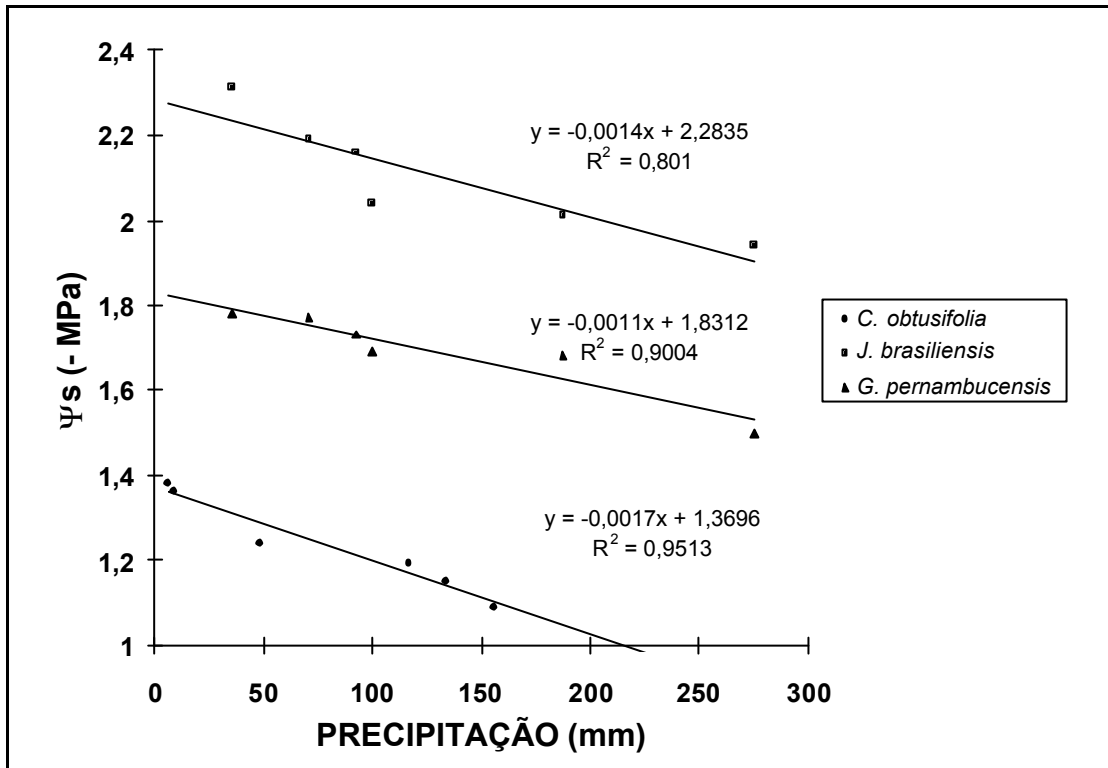


Figura 5 - Relação entre o potencial osmótico das folhas das três espécies monitoradas, nas formações mais próximas à zona das marés, e o índice pluviométrico referente ao mês de coleta.

das espécies monitoradas. Nos meses de menor precipitação, tanto no ano de 1994 como em 1995, o  $\Psi_s$  médio foliar das espécies atingiu os valores mais negativos e vice-versa, como pode ser observado nos Quadros 1 e 2.

Como pode ser verificado no Quadro 3, os solos coletados das quatro formações da restinga apresentam uma textura predominantemente arenosa. Nessas regiões litorâneas tropicais as precipitações pluviométricas são constantes e abundantes. Entretanto, por causa do caráter arenoso do substrato, a percolação da água ao longo do solo é muito rápida, permanecendo pouca água disponível para as plantas (LARCHER, 1995).

Os valores do conteúdo de água em relação ao potencial hídrico demonstram que, para os solos das diferentes formações onde *C. obtusifolia*,

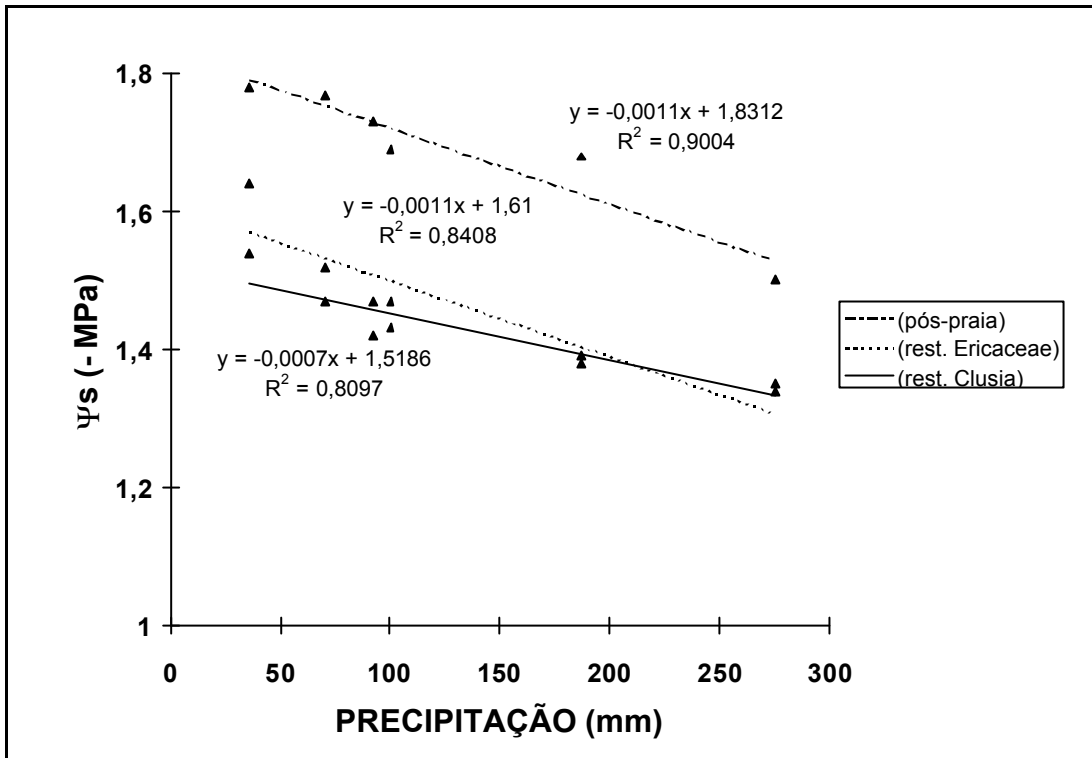


Figura 6 - Relação entre o potencial osmótico das folhas de *G. pernambucensis*, nas três formações vegetais povoadas, e o índice de precipitação pluviométrica referente ao mês de coleta.

*J. brasiliensis* e *G. pernambucensis* ocorrem normalmente, a variação entre o conteúdo de água a -0,03 MPa e o conteúdo de água a -1,5 MPa é mínima (Figura 7). Isto indica que, mesmo sob boas condições de precipitação, quando o potencial hídrico dos solos alcança valores menos negativos, a disponibilidade da água é tão limitada como quando os solos encontram-se praticamente secos.

Quando as precipitações são reduzidas, a salinidade do solo das regiões costeiras tende a aumentar, em razão do efeito do aerosol salino, que deposita cristais de NaCl na superfície do solo (PESSARAKLI, 1994). Contudo, esta salinidade é geralmente transitória e pode não exceder os valores das

concentrações salinas em solos comuns (BOYCE, 1954). No Quadro 4, verifica-se que a concentração de Na<sup>+</sup>, no solo das quatro formações vegetais,

Quadro 1 - Valores do monitoramento dos dados meteorológicos de Setiba, no ano de 1994, e do potencial osmótico das espécies *G. pernambucensis* e *J. brasiliensis*, nas respectivas formações vegetais povoadas

Mês	Dados meteorológicos de 1994*		Potencial osmótico foliar (-MPa)			
	Evaporação total (mm)	Precipitação total (mm)	<i>G. pernambucensis</i>		<i>J. brasiliensis</i>	
			pós-praia	restinga de <i>Clusia</i>	restinga de <i>Ericacea</i> e	pós-praia
JAN.	100,3	275,4	1,50	1,35	1,34	1,94
FEV.	123,3	37,7				
MAR.	96,1	187,5	1,68	1,39	1,38	2,01
ABR.	84,9	137,1				
MAIO	85,8	100,2	1,69	1,43	1,47	2,04
JUN.	82,3	19,0				
JUL.	88,0	70,9	1,77	1,47	1,52	2,19
AGO.	105,4	24,3				
SET.	104,4	35,9	1,78	1,54	1,64	2,31
OUT.	109,9	118,7				
NOV.	126,7	92,4	1,73	1,42	1,47	2,16
DEZ.	115,7	108,5				

\* Fonte: Estação meteorológica de Vitória / ES (EMCAPA).

Quadro 2 - Valores monitorados dos dados meteorológicos de Setiba, no ano de 1995, e do potencial osmótico de *C. obtusifolia*, na formação psamófila reptante

Mês	Dados meteorológicos de 1995*		Potencial osmótico foliar (-MPa)
	Evaporação total (mm)	Precipitação total (mm)	<i>C. obtusifolia</i>
			psamófila reptante
JAN.	145,2	8,5	1,36
FEV.	104,2	48,7	1,24
MAR.	105,4	134,1	1,15

ABR.	78,9	116,9	1,19
MAIO	80,4	156,4	1,09
JUN.	93,9	6,2	1,38

\* Fonte: Estação meteorológica de Vitória / ES (EMCAPA).

Quadro 3 - Características granulométricas dos solos das quatro formações vegetais povoadas por *G. pernambucensis*, *J. brasiliensis* e *C. obtusifolia*, na restinga de Setiba

Características granulométricas dos solos					
Formação	areia grossa (%)	areia fina (%)	silte (%)	argila (%)	classificação textural
psamófila					
reptante	97	2	1	0	areia
pós-praia	96	2	1	1	areia
restinga de <i>Clusia</i>	92	5	2	1	areia
restinga de <i>Ericaceae</i>	77	21	1	1	areia

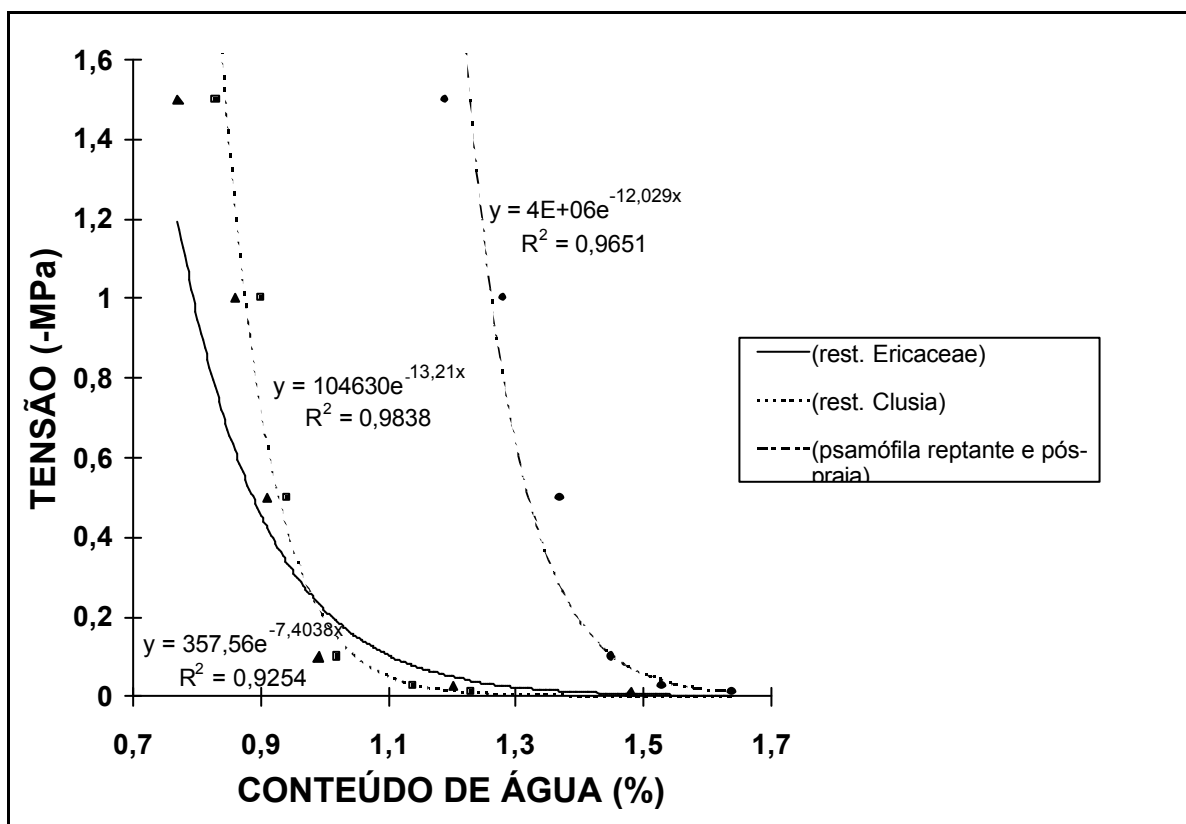


Figura 7 - Curva de retenção de umidade dos solos das quatro formações vegetais: psamófila reptante, pós-praia, restinga de *Clusia* e restinga de Ericaceae.

Quadro 4 - Características químicas dos solos das quatro formações vegetais povoadas por *G. pernambucensis*, *J. brasiliensis* e *C. obtusifolia*, na restinga de Setiba

Características químicas dos solos						
Formação	PH	CTC (meq/ml)	P (mM)	K (mM)	Na (mM)	Carbono (%)
psamófila reptante	6,3	1,31	4,80	0,15	11,0	0,23
pós-praia	6,5	1,72	1,00	0,20	8,3	0,39
restinga de <i>Clusia</i>	6,1	1,06	0,04	0,18	0,3	0,47
restinga de Ericaceae	6,0	1,64	0,04	0,10	0,2	0,43

está aquém das concentrações encontradas em solos classificados como salinos, que estão entre 100 a 500 mM (FLOWERS et al., 1986). Portanto, o efeito osmótico da salinidade no solo destas formações parece ter uma implicação secundária na disponibilidade de água para as três espécies monitoradas.

Em face da situação de déficit hídrico no solo, causado por retenção osmótica da água, ou pela escassez da água das chuvas, as plantas, para continuarem a absorver a água, ou pelo menos para não perdê-la para o meio externo, devem desenvolver potenciais osmóticos mais negativos do que os do solo, criando um gradiente favorável ao fluxo de água (STEWART, 1984).

O desenvolvimento de potenciais osmóticos mais negativos no suco celular deve-se geralmente ao acúmulo de solutos. Para plantas adaptadas à salinidade, transitória ou não, a regulação do potencial osmótico está

principalmente vinculada à capacidade destas em acumular, no vacúolo celular, íons de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  presentes no ambiente circundante (FLOWERS et al., 1977).

A localização espacial e o hábito de crescimento das espécies nas regiões costeiras também podem interferir no desempenho das plantas. Segundo OOSTING e BILLINGS (1942), isso se deve, principalmente, à maior ou menor intensidade da ação do aerosol salino proveniente do oceano. A espécie *J. brasiliensis* apresentou o valor do  $\Psi_s$  mais negativo (Figura 8). Apesar de *C. obtusifolia*, *J. brasiliensis* e *G. pernambucensis* conviverem lado a lado nas formações psamófila reptante e pós-praia, somente *J. brasiliensis* apresenta um porte verdadeiramente arbustivo, com seus galhos e suas folhas dispostos verticalmente. Essa característica, segundo HOLTON e JOHNSON (1979), contribui para uma maior interceptação dos sais trazidos no aerosol salino. Portanto, como a salinidade do solo da formação pós-praia não é elevada, é possível que os íons absorvidos e utilizados no ajuste osmótico das folhas desta espécie sejam provenientes do aerosol.

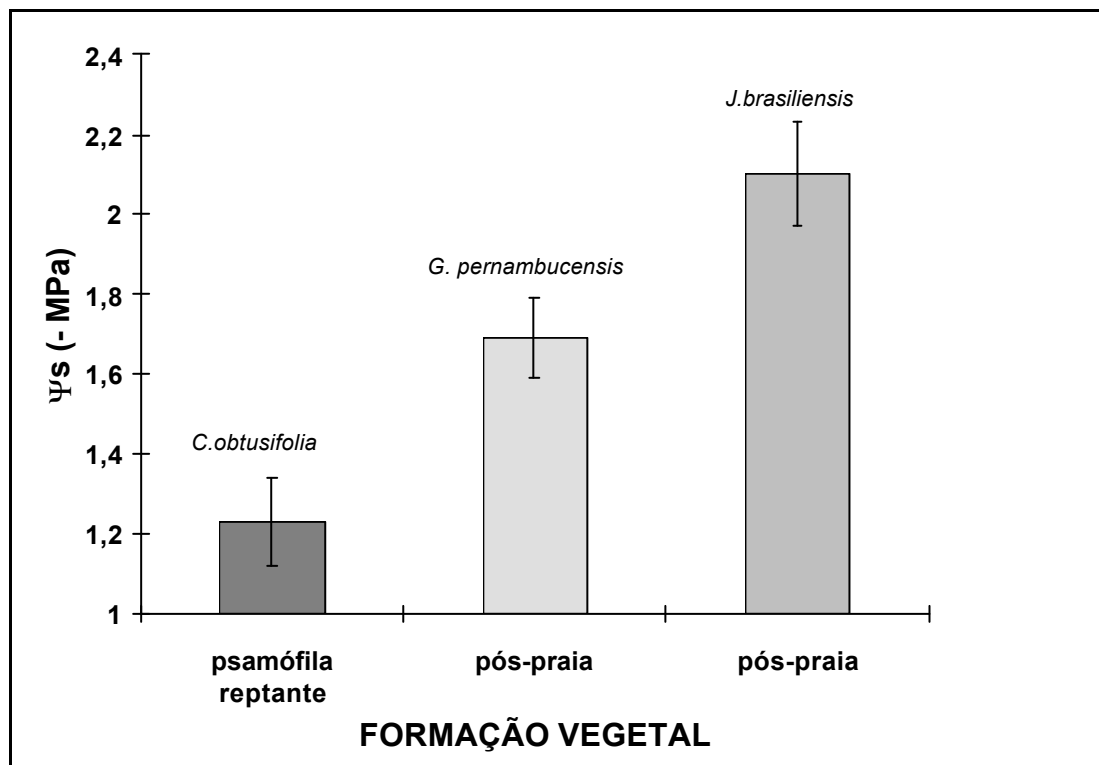


Figura 8 - Valor médio anual dos potenciais osmóticos foliares das três espécies monitoradas nas formações vegetais mais próximas à zona das marés: psamófila reptante e pós-praia.

Apesar de povoar uma região mais próxima ao mar e, portanto, mais exposta ao aerosol salino, *C. obtusifolia* apresentou valores do  $\Psi_s$  menores do que os de *J. brasiliensis* e *G. pernambucensis* (Figura 8). O fato de esta espécie apresentar um hábito de crescimento reptante provavelmente impeça uma ação mais acentuada do aerosol salino, limitando a deposição de sais em suas folhas e, conseqüentemente, a disponibilidade de íons que poderiam ser utilizados no ajuste de suas relações hídricas.

No caso particular de *G. pernambucensis*, verifica-se, na Figura 9, que o  $\Psi_s$  desta espécie variou de acordo com o local onde foram coletadas as folhas. Os valores mais negativos do  $\Psi_s$  foram os das plantas da formação pós-praia, mais próximas do mar e, portanto, mais sujeitas à ação do aerosol salino. Nas demais formações por ela povoadas, restinga de *Clusia* e restinga

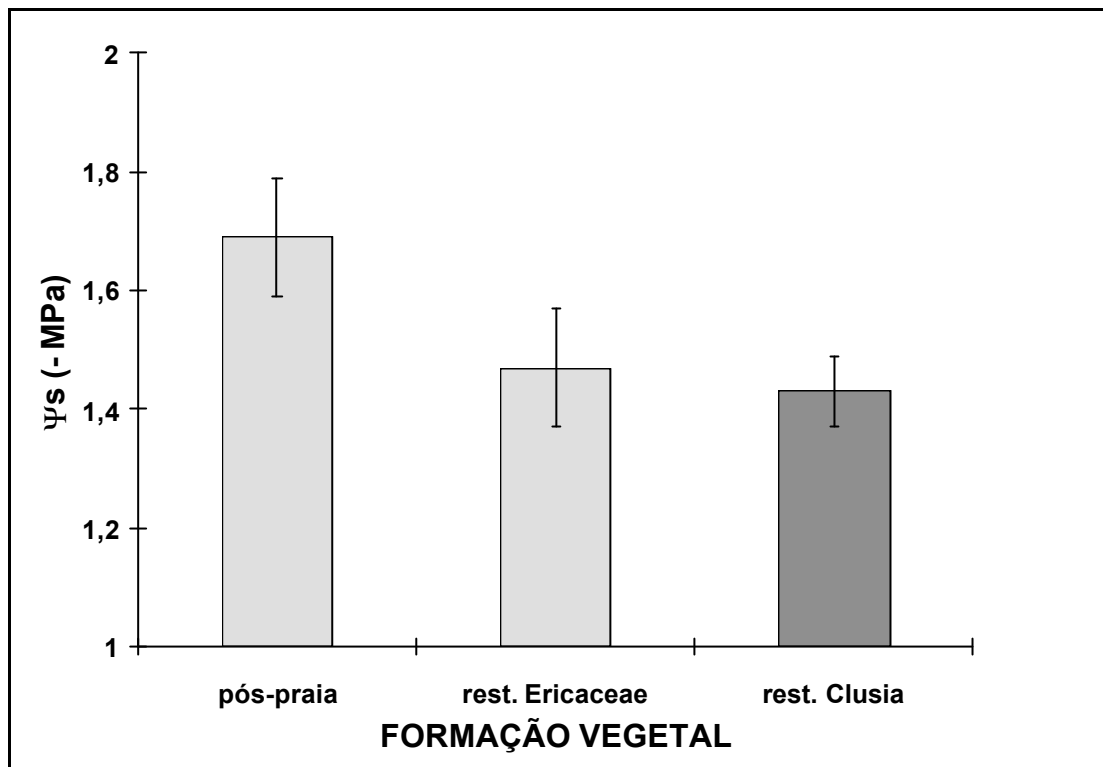


Figura 9 - Valor médio anual do potencial osmótico foliar de *G. pernambucensis* nas três formações vegetais povoadas.

de Ericaceae, a maior distância do mar e o porte mais arbustivo das outras espécie poderiam estar funcionando como verdadeiras barreiras, limitando a ação do aerosol salino, como constataram HOLTON e JOHNSON (1979). Como os solos das três localidades povoadas por *G. pernambucensis* são igualmente pobres em nutrientes e sais de  $\text{Na}^+$ , é possível que o aerosol salino desempenhe um papel de destaque na oferta de íons inorgânicos utilizados nas respostas hídricas da planta, em relação aos fatores ambientais.

As três espécies monitoradas apresentaram um comportamento oscilatório de seu  $\Psi_s$ , de acordo com o mês da leitura, revelando que elas tendem a ajustar o seu  $\Psi_s$  em relação às condições ambientais (Figuras 10 e 11). Nesse caso, é provável que o índice pluviométrico tenha sido o principal fator ambiental envolvido no fenômeno. ANDRADE (1977) observou que nas

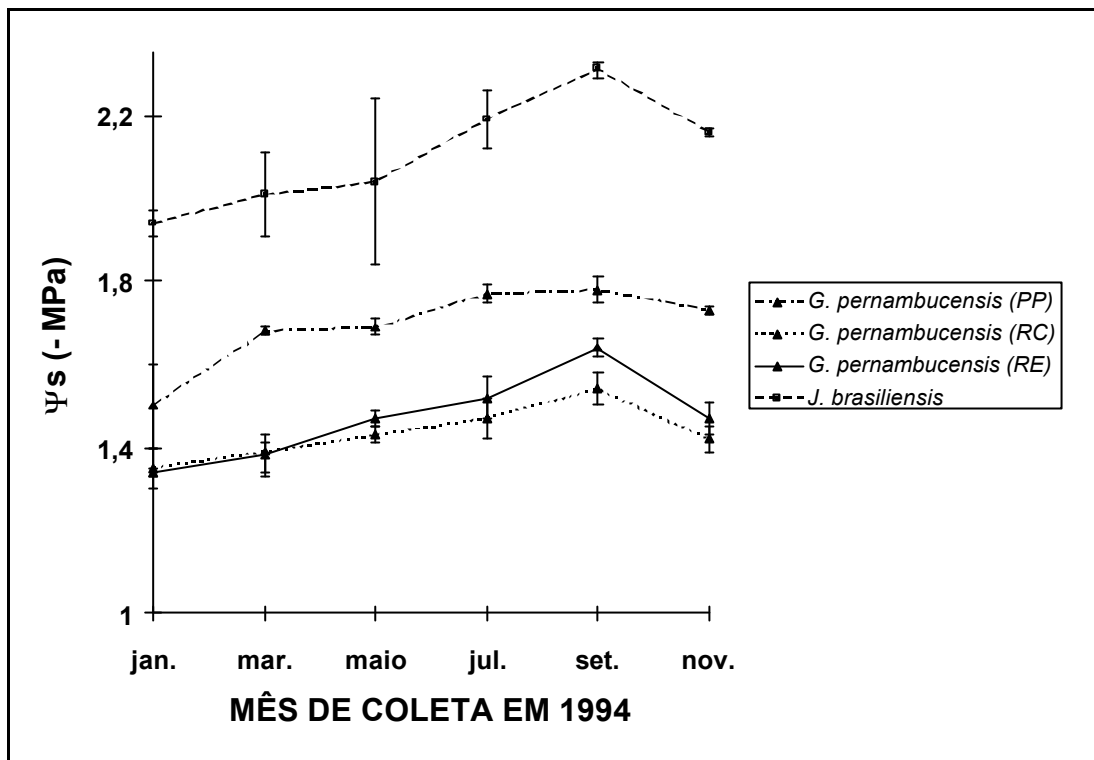


Figura 10 - Variação do potencial osmótico foliar de *J. brasiliensis* e *G. pernambucensis*, nas três formações vegetais, ao longo do ano de 1994.

espécies da região das dunas litorâneas brasileiras, incluindo *C. obtusifolia*, foi encontrada uma maior concentração percentual de íons nas folhas, e com variação nas diferentes épocas do ano, que poderia estar atuando na criação de um  $\Psi_s$  mais negativo, em ajuste ao potencial do solo.

É possível que para as três espécies estudadas, sob regime de baixa precipitação pluviométrica, possa ocorrer aumento do conteúdo de íons orgânicos e inorgânicos nos tecidos, que contribuem para a criação de potenciais osmóticos mais negativos. Quando a água disponível no solo aumenta, decorrente de uma boa precipitação, o conteúdo de água nos tecidos também tende a aumentar, em razão, em parte, da força osmótica dos íons acumulados, diluindo, assim, a sua concentração e tornando o potencial osmótico menos negativo.

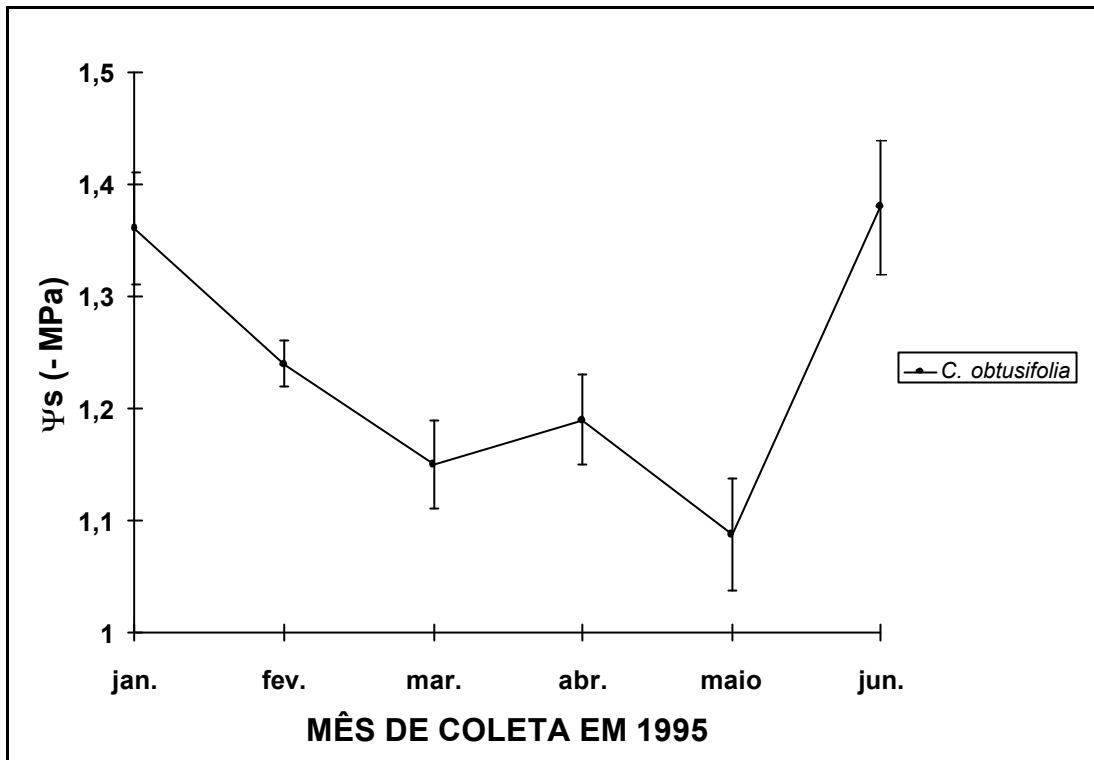


Figura 11 - Variação do potencial osmótico foliar de *C. obtusifolia* ao longo do primeiro semestre de 1995.

### **3.2. Efeito da simulação do aerosol salino e do estresse hídrico cíclico sobre *Canavalia obtusifolia* D.C**

Dando seqüência ao trabalho, foi conduzido um segundo experimento, em casa de vegetação, onde se testou o efeito dos estresses hídrico cíclico e do aerosol salino sobre alguns processos fisiológicos de *C. obtusifolia*.

Vários fatores, em conjunto, contribuíram para a escolha desta espécie, em detrimento das demais espécies monitoradas no campo. Como fatores de ordem prática, contou-se com a facilidade de obtenção das sementes, em campo, e sua germinação eficaz.

A importante participação de *C. obtusifolia* na fixação e na sucessão das dunas litorâneas representou outro fator de peso na escolha desta espécie. O estudo dos processos fisiológicos da espécie contribuirá para uma maior compreensão da dinâmica das restingas, auxiliando na preservação desse ecossistema.

Por meio do monitoramento em campo (3.1), foi constatado que *C. obtusifolia* apresentou os menores valores de potencial osmótico, em relação às outras duas espécies, mesmo povoando a formação vegetal mais próxima da zona das marés e, portanto, mais exposta às variações bruscas da salinidade. Porém, ao longo do ano, a variação do potencial osmótico desta espécie foi mais ampla, e a correlação linear negativa, com o índice pluviométrico, mais acentuada.

Com essas informações em mãos, delineou-se este segundo experimento, visando estudar o comportamento da espécie em condições de estresses salino e hídrico, similares ao que ocorrem em seu habitat natural.

#### **3.2.1. Potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) e potencial hídrico ( $\Psi_w$ )**

Os valores médios do potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) das folhas de *C. obtusifolia* nos tratamentos ES, EH e EHES foram significativamente maiores do que no tratamento sem estresse (SE) (Figura 12A). Observou-se que nos

tratamentos com aerosol salino, ES e EHES, houve tendência de o potencial

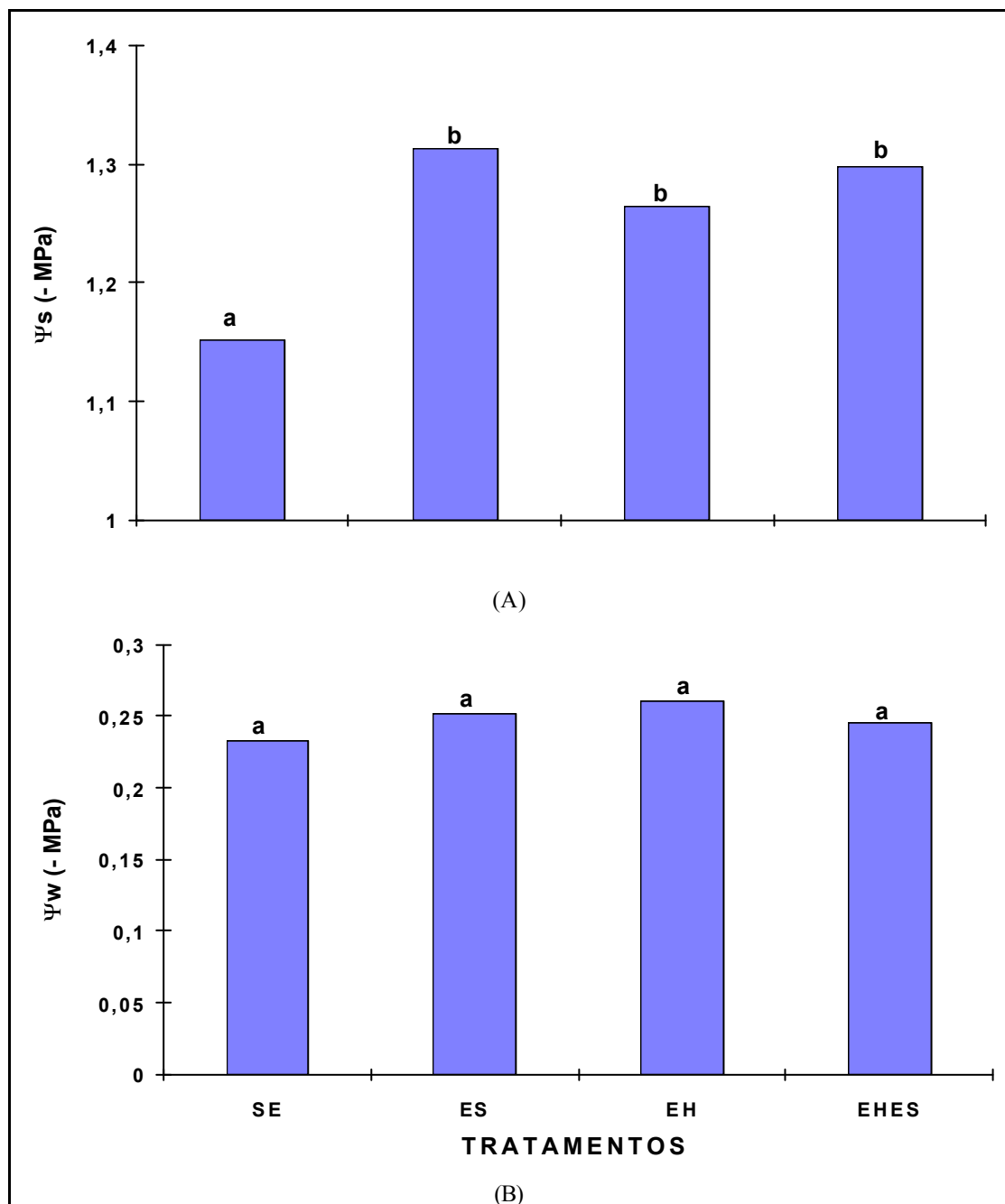


Figura 12 - Efeito dos tratamentos sobre os potenciais osmótico (A) e hídrico (B) de *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol

salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino. Significativo a 5%, pelo teste Scott-Knott.

ser mais negativo do que nos demais tratamentos.

Em plantas adaptadas a ambientes sódio-salinos, geralmente ocorre acúmulo de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no vacúolo celular, que auxilia na criação de um  $\Psi_s$  mais negativo, em controle com as variações hídricas do meio externo (PESSARAKLI, 1994). É possível que os íons dissolvidos de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ , presentes no aerosol salino aplicado nas plantas de *C. obtusifolia* nos tratamentos ES e EHES, tenham penetrado no mesófilo através das fissuras cuticulares das folhas e dos estômatos (WAISEL, 1972), acumulando-se no tecido e contribuindo para a diminuição do  $\Psi_s$ , nestes tratamentos. Segundo ANDRADE (1977), *C. obtusifolia* apresenta concentração de  $\text{Na}^+$  +  $\text{Cl}^-$  maior nas folhas do que nos demais órgãos da planta, possivelmente envolvida com o processo de regulação hídrica.

BRUN (1988), trabalhando com a mesma espécie, em condições de salinidade controlada, verificou incremento da concentração de  $\text{Na}^+$  nas folhas, em paralelo com a da solução nutritiva. A habilidade da espécie em manter o equilíbrio hídrico e osmótico com o meio foi atribuída, em parte, ao fenômeno do acúmulo dos íons.

No tratamento EH houve, também, elevação significativa do  $\Psi_s$  das folhas de *C. obtusifolia*, em relação ao tratamento SE. Nesse caso o potencial pode ter sido modificado pelo acúmulo real de solutos orgânicos, em resposta ao estresse, ou pela escassez de água na célula, em função dos ciclos de déficit hídrico (BLUM, 1989).

Os valores do  $\Psi_s$  das folhas, nos tratamentos ES, EH e EHES, foram similares aos obtidos em folhas coletadas em campo, sob condições de baixa precipitação, ou seja, em torno de -1,30 MPa. Já o  $\Psi_s$  (-1,13 MPa), verificado nas plantas do tratamento sem estresse (SE), foi similar ao valor obtido em campo, na época de maior precipitação pluviométrica. Esses resultados sugerem que essa espécie parece ajustar-se às condições hídricas vigentes no ambiente, em parceria com a disponibilidade de água e com o aerosol salino.

Os  $\Psi$ s de *C. obtusifolia*, nos quatro tratamentos aplicados, não são maiores do que os verificados em mesófitas e são similares aos valores encontrados em plantas suculentas e halófitas de dunas litorâneas, que estão, respectivamente, entre -0,5 e -1,5 MPa e -1,0 e -2,0 MPa (LARCHER, 1995). O acúmulo de água nos tecidos foliares de *C. obtusifolia*, provavelmente, contribuiu para o estabelecimento de  $\Psi$ s não muito negativos, ao contrário do que era de se esperar para plantas de regiões expostas aos estresses salino e hídrico. É possível que o armazenamento de água no mesófilo desta espécie tenha sido facilitado pela criação de um gradiente osmótico positivo, por meio do acúmulo de íons inorgânicos e, ou, orgânicos, em resposta aos estresses aplicados (ALBERDI e RAMIREZ 1967; WILKINSON, 1994).

O  $\Psi_w$  das folhas de *C. obtusifolia* não variou significativamente entre os tratamentos aplicados (Figura 12B). Isso indica que o conteúdo de água nas folhas não foi alterado em nenhum dos tratamentos, apesar de o  $\Psi$ s, nos tratamentos ES, EH e EHES, ter sido maior do que no tratamento SE.

Os valores médios do  $\Psi_w$  verificados nas plantas dos tratamentos SE e ES, -0,23 e -0,25 MPa, respectivamente, são suficientes para criarem, com o solo em capacidade de campo (-0,03 MPa), um gradiente hídrico favorável às plantas, auxiliando no acúmulo de água pelo mesófilo. Já nas plantas submetidas ao estresse hídrico, EH e EHES, o  $\Psi_w$  das folhas não ultrapassou o valor de -0,26 MPa, insuficiente para criar com o solo, a um potencial de -1,5 MPa, um gradiente favorável ao influxo de água para as plantas. A morte dessas plantas, por escassez de água no solo, provavelmente, não ocorreu, por causa, em parte, do armazenamento de água nos tecidos. Isto é possível, considerando-se que estes tratamentos foram cíclicos; portanto, antes que as plantas se defrontassem com um solo em déficit de água, este encontrava-se bem irrigado. Nessa situação, é possível que as plantas dos tratamentos EH e EHES tenham absorvido e acumulado suficiente água no mesófilo, antes que o solo atingisse o potencial de -1,5 MPa

Os baixos valores negativos do  $\Psi_w$  em *C. obtusifolia* são semelhantes aos valores verificados em espécies suculentas e halófitas suculentas, que se encontram entre -0,1 e -0,2 MPa, os quais não variam, mesmo que no solo o

potencial atinja valores extremamente negativos (FLOWERS e YEO, 1986). Portanto, esta espécie não tem comportamento hídrico característico de plantas halófitas verdadeiras, apesar de povoar uma região costeira.

### 3.2.2. Ajuste osmótico

O potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) e o potencial de pressão ( $\Psi_p$ ) ou turgescência, nas folhas dos tratamentos ES, EH e EHES, aumentaram significativamente em relação ao tratamento SE (Quadro 5). Os incrementos do  $\Psi_s$  e do  $\Psi_p$ , nos três tratamentos com estresse, demonstram que *C. obtusifolia* tende a ajustar-se às condições ambientais, de modo a garantir a sua sobrevivência.

Uma das estratégias utilizadas pelas plantas, para manter a turgescência, é o ajuste osmótico. Nesse mecanismo, ocorre a elevação do  $\Psi_s$  por meio do acúmulo de solutos nas células (FLOWERS et al., 1977). Em *C. obtusifolia* verifica-se a ocorrência de um ajuste osmótico entre os tratamentos com estresse hídrico e, ou, salino e o tratamento sem estresse (SE) (Quadro 5). Os maiores valores do ajuste percentuais foram obtidos das plantas nos tratamentos com aerosol salino ES e EHES.

Em plantas adaptadas aos ambientes salinos, ou que enfrentam uma salinidade temporária, a compartimentação dos sais  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no vacúolo é o principal fator envolvido no ajuste osmótico entre a planta e o meio externo (BLUM, 1989); nesses casos, o ajuste dentro da célula é realizado pelos solutos orgânicos, ditos compatíveis, que mesmo em altas concentrações não

Quadro 5 - Variação dos componentes do potencial hídrico de *C. obtusifolia*, nos quatro tratamentos aplicados, e do ajuste osmótico em relação ao tratamento sem estresse (ES). Significativo a 5%, pelo teste Scott-Knott

Tratamento	Potencial Hídrico	Potencial Osmótico	Potencial de Pressão	Variação do Potencial Osmótico
------------	-------------------	--------------------	----------------------	--------------------------------

	(-MPa)	(-MPa)	(MPa)	(%)
SE	0,232 a	1,151 a	0,919 a	-
ES	0,251 a	1,313 b	1,061 b	14.00
EH	0,260 a	1,264 b	1,004 b	9.55
EHES	0,245 a	1,298 b	1,053 b	13.03

interferem no metabolismo celular (YEO, 1983; FLOWERS et al., 1986; CHEESMAN, 1988).

O fornecimento de  $\text{Na}^+$  +  $\text{Cl}^-$  através do aerosol aplicado nas plantas dos tratamentos ES e EHES pode ter colaborado para um maior acúmulo destes íons no mesófilo das plantas tratadas, alterando o  $\Psi_s$  das mesmas.

Em cevada foi verificado que, na variedade mais tolerante ao estresse salino, um maior acúmulo de  $\text{Na}^+$  ocorria nas folhas quando as plantas eram tratadas com aerosol salino a concentrações de 200 e 500 mM de NaCl, em detrimento do tratamento que fornecia NaCl à solução de crescimento (GORHAM et al., 1994). Similarmente, ROZEMA et al. (1982) constataram que, em duas espécies de dunas litorâneas, *Cakile maritima* e *Salsola kali*, o tratamento com salinidade, na forma de aerosol, induzia um maior acúmulo de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  nas folhas do que quando o NaCl era adicionado à solução nutritiva. Sob as duas formas de estresse salino, houve incremento no conteúdo de solutos orgânicos. Esse aumento na concentração de solutos orgânicos e inorgânicos contribuiu para o incremento no  $\Psi_p$ , em relação ao controle.

Para plantas submetidas a estresse hídrico, os principais componentes para o ajuste osmótico são os solutos ditos compatíveis, como a prolina, a betaina e os açúcares (MUNNS, 1986). No caso de *C. obtusifolia* submetida ao tratamento EH, como não houve a aplicação do aerosol salino e a concentração de  $\text{Na}^+$  no solo não ultrapassou o valor de 11 mM, é provável que o ajuste verificado tenha sido originário do acúmulo de um ou mais solutos orgânicos, produzidos em resposta ao estresse hídrico.

O mecanismo de ajuste osmótico pode assegurar um  $\Psi_p$  positivo nas células das plantas que utilizam essa estratégia para enfrentar períodos de estresse salino e, ou, hídrico. Esse fato garante a continuidade dos processos metabólicos vitais na sobrevivência da planta, pois, havendo aumento real na

concentração de solutos na célula, o  $\Psi_s$  torna-se mais negativo, assim como o  $\Psi_w$ . Ademais, quando a água no ambiente torna-se disponível, o seu influxo para a planta é facilitado, em virtude da formação de um gradiente osmótico positivo (MUNNS, 1986; STEWARD, 1984).

A manutenção do potencial de pressão em *C. obtusifolia*, sob os tratamentos de estresse hídrico e, ou, salino, parece estar vinculada, em parte, ao ajuste osmótico. Porém, por causa dos baixos valores encontrados, outros fatores, como a suculência, podem estar contribuindo para a manutenção das relações hídricas desta espécie.

### 3.2.3. Acúmulo de prolina

O incremento no conteúdo de prolina é considerado uma resposta metabólica das plantas a qualquer tipo de estresse ambiental. A participação da prolina no ajuste osmótico está associada às plantas que enfrentam tanto o estresse hídrico como o salino. Contudo, a participação de solutos orgânicos no ajuste osmótico é mais acentuada em situações de estresse hídrico (MUNNS, 1986), enquanto para plantas sob estresse salino a prolina atua especialmente na regulação osmótica intracelular e na proteção enzimática (FLOWERS et al., 1977).

O acúmulo de prolina em *C. obtusifolia*, ao longo dos ciclos de estresses, foi significativamente acentuado no tratamento em que as plantas foram submetidas somente ao estresse hídrico (EH) (Figura 13).

O estresse salino na forma de aerosol não resultou em acúmulo acentuado de prolina em *C. obtusifolia* (Figura 13). Resultado similar foi obtido por AHMAD et al. (1981), que, trabalhando com diferentes ecotipos de *Agrostis stolonifera*, constataram que o ecotipo de regiões expostas ao aerosol salino acumulava menos prolina do que o ecotipo de alagados salinos, quando ambos foram expostos aos estresses hídrico e salino. O balanço hídrico mais eficaz da espécie foi verificado no ecotipo dos alagados, que acumulava tanto íons de  $\text{Na}^+$  como prolina.

Para *C. obtusifolia*, o tratamento EH resultou em considerável incremento de prolina nas folhas. Entretanto, o ajuste osmótico verificado nas plantas deste tratamento foi menor, se comparado com os tratamentos com aerosol salino, ES e EHES. Nesses dois últimos casos o provável acúmulo de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no mesófilo, somado ao pequeno acúmulo do iminoácido, teve uma participação mais efetiva no mecanismo de ajuste.

O maior acúmulo de prolina nas plantas do tratamento EH possivelmente contrabalançou a escassez de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ , para o ajuste osmótico, uma vez que no tratamento combinado, EHES, não houve acúmulo significativo do iminoácido. Porém, a pequena quantidade acumulada ( $1,21 \mu\text{mol g}^{-1}$  MPFf), ao final dos ciclos, indica que outros compostos orgânicos podem estar atuando, até em maior grau, no ajuste osmótico destas plantas. Em *Plantago maritima*, o ajuste osmótico de plantas submetidas ao estresse osmótico foi atribuído ao incremento significativo de sorbitol, somado ao acúmulo de sais  $\text{Na}^+$ , enquanto o conteúdo de prolina não ultrapassou o valor de  $2,0 \mu\text{mol g}^{-1}$  PF (AHMAD et al., 1978).

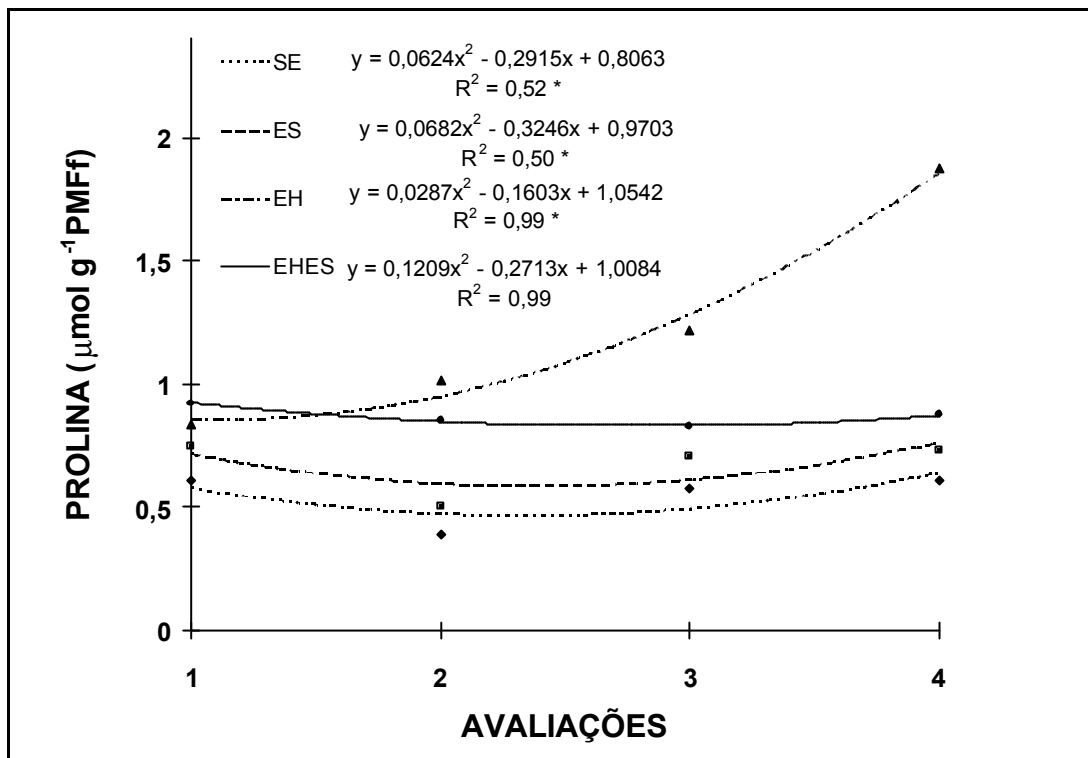


Figura 13 - Efeito dos tratamentos aplicados, ao longo dos ciclos, sobre o acúmulo de prolina em *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino.

Em espécies que armazenam água, como aparenta ser o caso de *C. obtusifolia*, o conteúdo de prolina parece não incrementar em resposta ao estresse salino, não sendo, portanto, participativo no mecanismo de ajuste osmótico. CAVALIERI e HUANG (1979) verificaram que em duas espécies suculentas, expostas a salinidades crescentes, o conteúdo do iminoácido era de uma constância de aproximadamente 2,0  $\mu\text{mol g}^{-1}$  PF. Apesar de as espécies apresentarem o mecanismo de ajuste, atribuiu-se à prolina um papel secundário no processo.

Acredita-se que a pequena quantidade de prolina acumulada em todos os tratamentos aplicados em *C. obtusifolia* também desempenhe um papel secundário no ajuste osmótico. Como esta espécie parece desenvolver a suculência foliar, esta atuaria de forma a diluir a concentração de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  na célula, sendo, portanto, de menor importância o acúmulo de solutos orgânicos para o processo de ajuste osmótico.

JEFFERIES et al. (1979) sugerem que, em espécies que estão sujeitas a rápidas mudanças na salinidade do ambiente, como as restingas, a taxa de produção de compostos orgânicos pode ser inadequada para atuação desses elementos como componentes osmóticos; e as altas concentrações de solutos orgânicos, como a prolina, poderiam ser uma característica de plantas que crescem em ambiente salinos, nos quais as variações na salinidade são sazonais e não diárias.

#### 3.2.4. Suculência foliar

Em *C. obtusifolia* o desenvolvimento da suculência foliar foi significativamente crescente em todos os tratamentos, com o decorrer dos ciclos de estresses (Figura 14). O destacado desenvolvimento da suculência, observado justamente nas plantas submetidas aos tratamentos com o aerosol salino, ES e EHES, pode estar vinculado ao maior acúmulo de sais  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no mesófilo, em razão da maior disponibilidade dos mesmos na solução aplicada. Em *Iva imbricata* ocorreu uma hipertrofia foliar, bem como desenvolvimento da suculência, atribuída ao maior acúmulo de sais clorídricos no mesófilo, em plantas que foram expostas ao aerosol salino (BOYCE, 1954).

A capacidade de armazenamento de água nos tecidos vegetais depende, além do fator genético, de fatores como redução da razão área mesofilar/área foliar, redução da transpiração, acúmulo de solutos osmóticos nas células e desenvolvimento de um sistema radicular extenso (LONGSTRETH e NOBEL, 1979). Em xerófitas, que geralmente apresentam um sistema radicular extenso e eficiente na absorção de água, a suculência é uma importante estratégia que evita a dessecação do citoplasma durante os longos períodos de seca no ambiente (LARCHER, 1995). Em halófitas dicotiledôneas, o desenvolvimento da suculência está associado à diluição dos

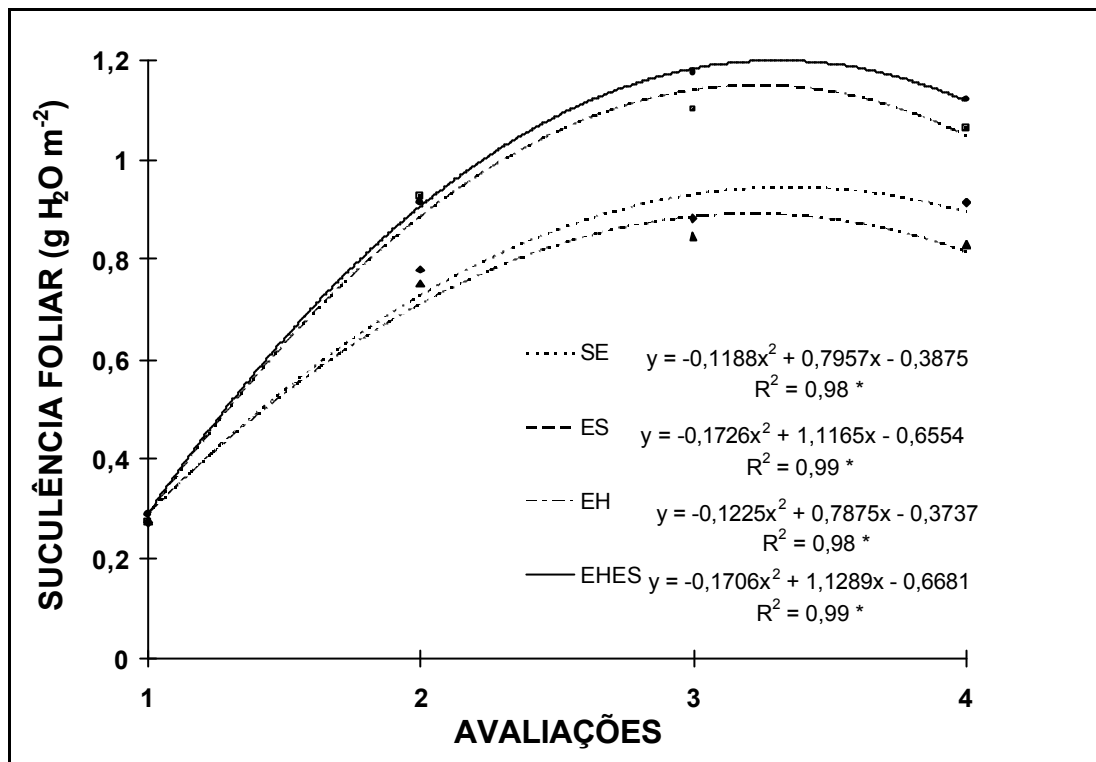


Figura 14 - Efeito dos tratamentos aplicados, ao longo dos ciclos, sobre o desenvolvimento da suculência foliar em *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino.

íons Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> acumulados nas células, que poderiam causar danos de caráter tóxico ou osmótico ao metabolismo e que, por outro lado, auxiliam na manutenção do  $\Psi_p$  (FLOWERS et al., 1986).

A forma como o estresse salino atua pode influenciar no grau de suculência desenvolvido pela planta. Em quatro espécies de regiões costeiras, foi observado que ocorria maior desenvolvimento da suculência foliar quando as plantas eram expostas ao aerosol salino, em comparação com a aplicação de NaCl nas raízes (ROZEMA et al., 1982). Como as plantas de *C. obtusifolia* desenvolveram-se em solo com baixa concentração de íons inorgânicos, inclusive Na<sup>+</sup>, acredita-se que a maior parte dos íons de Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> que possam ter sido absorvidos tenha sido proveniente do aerosol aplicado nas folhas das plantas dos tratamentos ES e EHES. Nestes tratamentos, o aerosol poderia estar influenciando o desenvolvimento da suculência, tanto pelo fornecimento de íons para o ajuste osmótico como pela redução da área foliar, em virtude da ação abrasadora do estresse.

A suculência em *C. obtusifolia* parece ser, em parte, uma característica morfológica determinada geneticamente, pois mesmo no tratamento sem estresse (SE) houve o seu desenvolvimento. A suculência nas plantas submetidas ao tratamento EH, provavelmente, não foi maior em função da restrição temporária da água no solo, durante os períodos de estresse, e da menor disponibilidade de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ . Mesmo assim, a suculência neste tratamento pode ser explicada pelo acúmulo de solutos compatíveis, em resposta ao estresse, somado ao fator genético. O acúmulo de solutos orgânicos, durante períodos de déficit hídrico no solo, auxilia na criação de uma força osmótica a favor das células, que facilita a absorção da água quando esta volta a ser fornecida à planta (STEWART, 1984).

Em *Atriplex triangulares*, crescendo em condições de campo, foi observado que, nas épocas de menor precipitação pluviométrica, as folhas apresentavam menor conteúdo de água e declínio na razão peso fresco/peso seco. Isso provocou aumento considerável no conteúdo de solutos nas folhas, contribuindo para o desenvolvimento de um potencial hídrico mais negativo. Mas, quando a precipitação pluviométrica fornecia suficiente água às raízes, o conteúdo de água nas folhas aumentava rapidamente, incrementando a suculência foliar. Portanto, para esta espécie, foi sugerido que a suculência seria dependente de dois fatores: a disponibilidade de água no meio e a concentração de solutos nas células (RIHEL e UNGAR, 1983).

### **3.2.5. Características fotossintéticas**

#### **3.2.5.1. Taxa fotossintética em função da irradiância**

A luminosidade é um dos principais fatores ambientais que influenciam diretamente a fotossíntese. A forma como ela irá interferir no processo

dependerá, em parte, do tipo de metabolismo fotossintético da espécie (OSMOND, 1978; SHARKEY, 1985).

*C. obtusifolia* apresenta comportamento fotossintético similar ao de uma planta C-3 heliófita (Figura 15). A irradiância de compensação encontra-se a aproximadamente  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e a irradiância de saturação ocorre a cerca de  $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , similarmente ao encontrado na halófito suculenta C-3, *Salicornia virginica* (PEARCY e USTIN, 1984). Entretanto, a absorção líquida de  $\text{CO}_2$  por unidade de área foliar é extremamente baixa em *C. obtusifolia*, cerca de  $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , se comparada com a taxa das espécies cultivares ou de outras espécies de regiões costeiras, como *Atriplex triangulares* (BJORKMAN e DENNING, 1987).

É possível que a baixa taxa fotossintética dessa espécie seja compensada pelo grande número de folhas que possui e pela posição horizontal que estas tomam nas primeiras horas da manhã e ao final da tarde, interceptando, de forma mais eficiente, a energia luminosa (LARCHER, 1995).

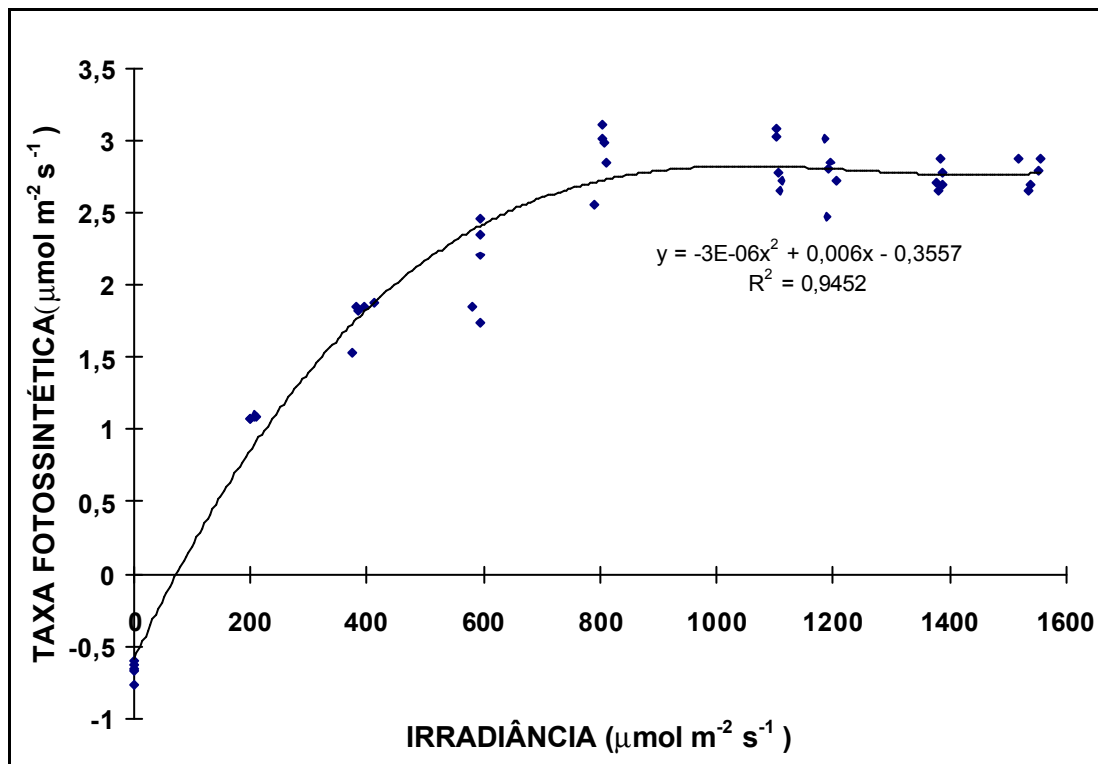


Figura 15 - Relação entre a taxa fotossintética e os diferentes níveis de irradiância aplicados em *C. obtusifolia*.

### 3.2.5.2. Resistência estomática ( $r_s$ ), transpiração (E) e taxa fotossintética (A)

A resistência estomática ( $r_s$ ) das folhas de *C. obtusifolia* nos tratamentos ES, EH e EHES não diferiu entre si, porém incrementaram significativamente em relação ao tratamento SE. Esse aumento foi de aproximadamente 100 % para todos os tratamentos com estresse (Figura 16A).

O fechamento estomático é uma das primeiras respostas ao estresse hídrico, ainda que este não tenha atingido severamente as folhas (DAVIS et al., 1986). Nos tratamentos EH e EHES, o  $\Psi_w$  das folhas não se alterou, indicando que o déficit de água não atingiu o órgão. Contudo, o sistema radicular das plantas nestes tratamentos, durante os períodos de seca, defrontou-se com um solo a um potencial de -1,5 MPa. É possível que, nesses

Figura 16 - Efeito dos tratamentos sobre a resistência estomática (A), a transpiração (B) e a taxa fotossintética (C) em *C. obitusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino. Significativo a 5% pelo teste Scott-Knott.

casos, tenha ocorrido uma transmissão do sinal de déficit hídrico da rizosfera para as folhas, provocando a resposta estomática.

A salinidade também pode afetar a abertura dos estômatos, dependendo das concentrações de NaCl com as quais a planta se defronta e da sensibilidade da mesma (CHEESMAN, 1988). Porém, a ação do NaCl no fechamento estomático ainda não está elucidada, sabendo-se que o acúmulo de  $\text{Na}^+$  +  $\text{Cl}^-$  nas células pode induzir a mudanças fisiológicas por estresse osmótico, toxicidade específica ou deficiência nutricional. Acredita-se que um desses fatores, ou o conjunto deles, possa provocar a resposta (FLOWERS et al., 1977; PESSARAKLI, 1994).

As plantas submetidas aos tratamentos com aerosol salino, ES e EHES, provavelmente tiveram seu comportamento estomático modificado pela ação do aerosol, por meio da possível penetração dos sais nas folhas.

Em epidermes destacadas de *Aster tripolium*, incubadas em solução de NaCl de 0 a 100 mM, foi demonstrado um fechamento estomático quando a concentração do sal aumentava na solução. Foi sugerida a hipótese de que quando a capacidade de acúmulo de  $\text{Na}^+ + \text{Cl}^-$  no vacúolo das células-guardas ultrapassasse o seu limite, a concentração de  $\text{Na}^+$  no apoplasto destas células incrementaria. Isto causaria fechamento parcial dos estômatos, reduzindo a transpiração e aumentando a eficiência hídrica. A ação do ABA mediando o fechamento dos estômatos foi descartada neste trabalho, acreditando-se, portanto, haver uma ação direta do  $\text{Na}^+$  na resposta estomática (PERERA et al., 1994). Posteriormente, PERERA et al. (1995) verificaram que epidermes destacadas de *Aster tripolium*, submetidas às mesmas condições anteriores, apresentavam fechamento dos estômatos quando a concentração do  $\text{Na}^+$  aumentava nas vizinhanças das células-guardas. Esse efeito foi reduzido quando  $\text{Ca}^{+2}$  exógeno era fornecido à solução de incubação. Postulou-se que na presença de NaCl, além do limite tolerado pela espécie, ocorria perturbação na integridade da membrana das células-guardas, por competição do  $\text{Na}^+$  pelos sítios de ligação do  $\text{Ca}^{+2}$ , provocando o fechamento dos estômatos.

Em *C. obtusifolia*, os tratamentos ES e EHES expuseram diretamente a epiderme foliar à salinidade, analogamente ao trabalho de PERERA et al. (1994). Em função da não-variação do  $\Psi_w$  e do desenvolvimento da succulência foliar nestes tratamentos, é improvável que os sais acumulados nas células pudessem estar atuando sobre a resposta estomática, em virtude de uma ação osmótica. Admitindo-se que o suprimento de  $\text{K}^+$  intercelular, nesta espécie, não varia com a salinidade, como verificou BRUN (1988), sugere-se que o fechamento dos estômatos ocorrido em *C. obtusifolia*, nos tratamentos com aerosol salino, possa ser explicado pela hipótese formulada por PERERA et al. (1994 e 1995).

No caso particular do tratamento combinado, EHES, observa-se que a aplicação conjunta dos estresses não intensificou a resposta estomática. Portanto, é provável que não haja uma ação sinérgica dos estresses sobre o comportamento estomático e fotossintético de *C. obtusifolia*.

Uma das conseqüências diretas do incremento na  $r_s$  é o declínio na transpiração estomática. Esse fenômeno auxilia numa melhor economia hídrica

das plantas (WILKINSON, 1994). Na Figura 16B observa-se que a transpiração (**E**) declinou aproximadamente 40 % entre os tratamentos com estresses (ES, EH e EHES), em relação ao tratamento SE. Como a  $r_s$  não diferiu entre os tratamentos com estresses, a redução da **E** foi equivalente para todos.

Em *Suaeda maritima*, submetida ao estresse com NaCl, foi verificado que a **E** e a **A** declinaram 30 e 20 %, respectivamente, do controle, atribuindo-se a isso o incremento da  $r_s$  (CLIPSON, 1987). Resultado similar foi obtido com *Spartina alterniflora*, que apresentou decréscimo de 63 % na **E**, quando submetida a uma concentração de 400 mM de NaCl na solução nutritiva (BRADLEY e MORRIS, 1991).

A redução da **E** em *C. obtusifolia*, nos tratamentos ES e EHES, pode ter contribuído para o aumento da suculência foliar, como foi verificado em *Alternanthera philoxeroides*, que apresentou um paralelo entre o incremento da  $r_s$  e a suculência foliar, a 400 mM de NaCl (LONGSTRETH et al., 1984).

Outra consequência da elevação da  $r_s$ , para algumas espécies, é a concomitante queda da taxa fotossintética (**A**). Porém, outros fatores de caráter não-estomático podem influenciar na queda da **A** (FARGUHAR e SHARKEY, 1982). Em *C. obtusifolia*, a **A**, para os tratamentos com estresses (ES, EH e EHES), declinou cerca de 40 %, diferindo significativamente do tratamento SE (Figura 16C).

O incremento da  $\xi$  em *C. obtusifolia* pode, em parte, ter restringido a disponibilidade de CO<sub>2</sub> para sua posterior fixação. Na Figura 17 observa-se, entretanto, que a relação entre a taxa fotossintética e a condutância estomática das folhas de *C. obtusifolia*, em todos os tratamentos, não demonstrou um elevado coeficiente de determinação ( $R^2$ ). Verificou-se, também, que a concentração interna de CO<sub>2</sub> não variou em nenhum dos tratamentos aplicados, não ultrapassando o valor de  $309 \pm 15$  ppm. É possível que a queda na **A**, juntamente com o incremento da  $r_s$ , tenha, em *C. obtusifolia*, contribuído para a manutenção da concentração de CO<sub>2</sub> interno, como sugere FLOWERS e YEO (1986). Acredita-se, pois, que a queda na **A** não se deve somente à resposta estomática

aos estresses. Outros fatores, até em maior grau, poderiam estar envolvidos com o declínio da fotossíntese nesta espécie.

Nos tratamentos ES e EHES, é provável que a redução na **A** em *C. obtusifolia* tenha, também, uma associação com uma resposta não-estomática. FARGUHAR e SHARKEY (1982) demonstraram que, sob estresse salino, tanto as limitações estomáticas como as mesofilares poderiam contribuir para redução na capacidade fotossintética das plantas.

DUNN e NEALES (1993) verificaram a ocorrência de queda na **A** de *Atriplex hastata* quando as plantas foram submetidas à salinidade crescente na solução nutritiva. Essa redução foi atribuída ao aumento da resistência mesofilar, visto que, apesar de  $\xi$  ter incrementado, não houve qualquer variação na concentração interna de CO<sub>2</sub>.

As variações na fotossíntese, em função da salinidade, parecem independem do tipo de metabolismo da planta submetida ao estresse. PEARCY e USTIN (1984) constataram que, tanto em espécies C-3 como em C-4, ocorria inibição da fotossíntese, quando as plantas eram estressadas com NaCl. Esta inibição foi atribuída à redução da capacidade metabólica do mesófilo, pois a concentração interna de CO<sub>2</sub> não variou.

Apesar de **A** ter declinado cerca de 40 % nos tratamentos ES e EHES, a sobrevivência das plantas de *C. obtusifolia* não foi afetada. O desenvolvimento

Figura 17 - Relação entre a taxa fotossintética (A) e a condutância estomática ( $g_s$ ) em *C. obtusifolia* nos tratamentos sem estresse (A), estresse com aerosol salino (B), estresse hídrico cíclico (C) e estresse hídrico cíclico + aerosol salino (D).

da suculência foliar nestes tratamentos provavelmente contribuiu para amenizar os efeitos negativos do estresse salino sobre a fotossíntese.

LONGSTRETH et al. (1984) verificaram que em *Alternanthera philoxeroides* a fotossíntese declinou 51 % quando as plantas foram expostas à salinidade com NaCl na solução nutritiva. A abertura estomática declinou paralelamente com a fotossíntese e, como resultado disso, não ocorreu variação real da concentração interna de  $CO_2$ . O incremento da espessura das folhas colaborou, em parte, para a redução dos efeitos negativos da salinidade no metabolismo, pois as plantas continuaram seu desenvolvimento até o florescimento.

Fatores de ordem nutricional, relacionados com a salinidade, também podem afetar a **A** em plantas submetidas ao estresse (MARSCHNER, 1995). Nos tratamentos com aerosol salino (ES e EHES), os íons de  $\text{Na}^+$  podem ter interferido na concentração interna de outros íons, necessários ao funcionamento adequado do aparato fotossintético.

BALL et al. (1987) verificaram que *Avicennia marina*, crescendo em condições de salinidade, apresentou redução significativa na fotossíntese. Mas essa mudança foi atribuída ao decréscimo na concentração interna de íons  $\text{K}^+$ , observado enquanto a salinidade aumentava, e não a um efeito direto dos íons de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  acumulados nas células. Como o  $\text{K}^+$  é um ativador de várias enzimas envolvidas na fotossíntese, foi sugerido que uma carência interna deste mineral poderia provocar alterações na capacidade fotossintética.

Em *C. obtusifolia* foi verificado que a concentração interna de  $\text{K}^+$  não varia com a salinidade (BRUN, 1988). Como esta espécie possui uma tendência natural de acumular íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ , o efeito, tanto da carência do  $\text{K}^+$  como do excesso de  $\text{Na}^+$  na atividade enzimática, provavelmente teria uma relação secundária com a queda na **A**, observada nos tratamentos com o aerosol salino, a não ser que o suprimento de  $\text{K}^+$  no solo tenha sido inadequado ou que a capacidade do vacúolo em reter o íon  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  tenha sido excedida.

### 3.2.5.3 Eficiência no uso da água (E.U.A)

Em *C. obtusifolia* foi verificado que em nenhum dos quatro tratamentos aplicados houve variação significativa da E.U.A, apesar da tendência de queda nos tratamentos com estresses (Figura 18). Isso ocorreu a despeito de  $r_s$  ter incrementado cerca de 100% entre os tratamentos com estresses e o tratamento SE. Contudo, as quedas na **A** e na **E** foram equivalentes, diferindo ambas cerca de 40 % do tratamento SE. Esse declínio paralelo, possivelmente, contribuiu para a manutenção da E. U.A nas plantas expostas aos estresses salino e hídrico.

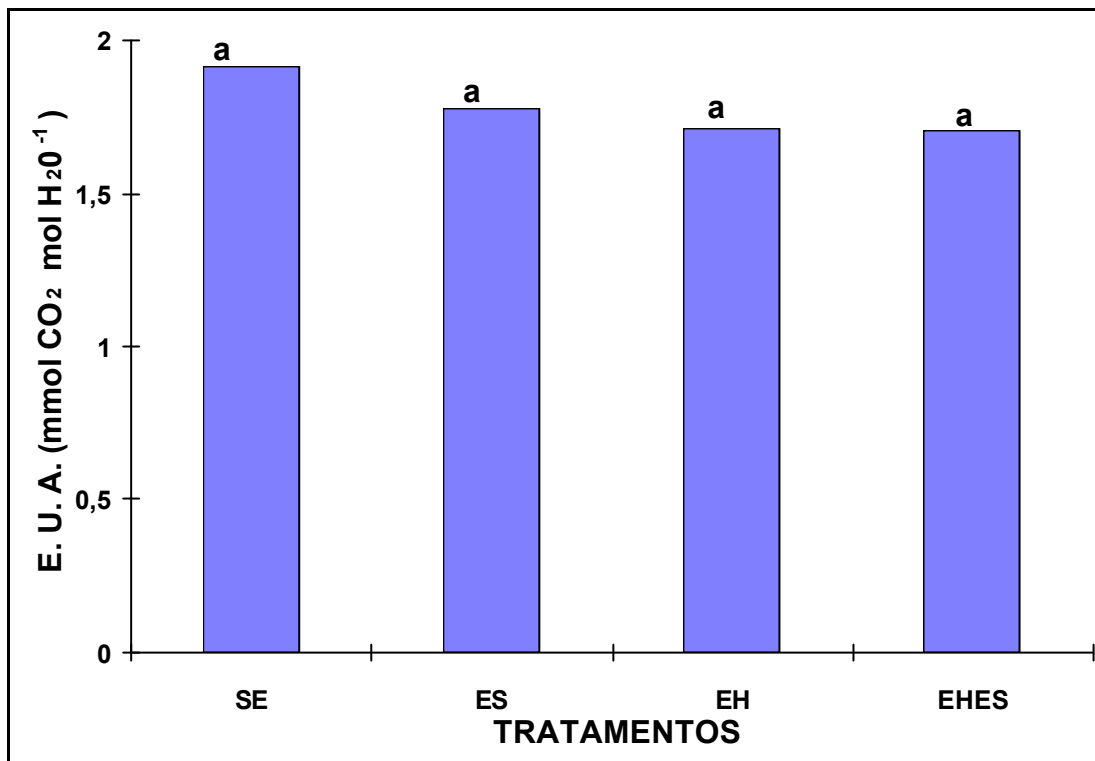


Figura 18 - Efeito dos tratamentos aplicados sobre a eficiência no uso da água em *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino. Significativo a 5%, pelo teste Scott-Knott.

Os valores da E.U.A em *C. obtusifolia*, em todos os tratamentos, não foram superiores a 2 mmol CO<sub>2</sub> mol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>. Estes valores estão muito próximos aos valores verificados em espécies de metabolismo C-3, reforçando a idéia de que a referida espécie não se encaixa no padrão das plantas de metabolismo CAM ou halófitas verdadeiras, que, geralmente, apresentam E.U.A superior a 4 mmol CO<sub>2</sub> mol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup> (TYREE e JARVIS, 1982).

Como foi verificado, aplicação do aerosol salino, isolado ou em conjunto com o estresse hídrico, provocou reduções proporcionais na **A** e na **E** de *C. obtusifolia*, sem, contudo, modificar a E. U. A. Em *Avicennia marina* foi constatado que a E. U. A também se manteve inalterada, apesar do incremento da  $r_s$ , quando as plantas foram expostas ao estresse salino. Tem sido sugerido

que a queda paralela da **A** contribuiu para a manutenção da eficiência hídrica (BALL e FARGUHAR, 1984; BALL, 1988).

A manutenção da E.U.A, em *C. obtusifolia*, pode ter auxiliado no desenvolvimento da suculência foliar nos tratamentos com estresses, conforme sugerem FLANAGAN e JEFFERIES (1988) para *Plantago maritima*.

Os baixos valores de E.U.A, bem como de **A**, verificados em *C. obtusifolia*, podem ser compensados, em campo, pela elevada biomassa foliar que esta espécie produz. BALL (1988) sugeriu que *Aegiceras corniculatum* utilizava-se de sua elevada biomassa foliar para compensar a sua baixa eficiência hídrica, sob condições crescentes de salinidade.

A não-alteração da E.U.A em *C. obtusifolia* pode colaborar para a sobrevivência da espécie, em campo, uma vez que isso indica que ocorre manutenção da água nos tecidos, e da **A**, em proporções não-depreciativas e que asseguram o seu crescimento.

#### 3.2.5.4. Eficiência fotoquímica

Em *C. obtusifolia* submetida aos quatro tratamentos (SE, ES, EH e EHES), não houve qualquer modificação significativa da razão  $F_V / F_M$  (Figura 19). BJORKMAN e DENNING (1987) sugerem que uma queda na razão  $F_V / F_M$  abaixo do valor de 0,832, geralmente, indica dano no aparato fotoquímico. Contudo, os valores obtidos em *C. obtusifolia*, entre 0,748 e 0,772, não preconizam um comprometimento do aparato fotoquímico, em nenhum dos tratamentos ao qual esta espécie foi exposta. Acredita-se que a integridade do FSII foi mantida tanto nos tratamentos com estresse hídrico como com o aerosol salino.

Quando ocorre interferência da salinidade na eficiência fotoquímica, esta pode ser um produto das alterações nutricionais que a planta experimental, quando submetida ao estresse. BALL et al. (1987), trabalhando com *Avicenia marina* sob condições crescentes de salinidade no solo, constataram mudanças marcantes nas propriedades fotossintéticas, inclusive aumento na disfunção

fotoquímica. Essas modificações não foram atribuídas a um efeito direto de  $\text{Na}^+$  no aparato fotossintético, uma vez que a concentração do íon, no cloroplasto, geralmente não excede os limites toleráveis. A redução da eficiência fotoquímica foi atribuída a um decréscimo na concentração de  $\text{K}^+$  nas folhas, em razão da indução da deficiência causada pelo NaCl, uma vez que este sal interfere na absorção do  $\text{K}^+$  pelas raízes (ROBERTSON e WAINWRIGTH, 1987; MARSCHNER, 1995). BRUN (1988) observou que o suprimento de  $\text{K}^+$  nas folhas de *C. obtusifolia* não foi afetado com os tratamentos de salinidade. Portanto, para *C. obtusifolia*, a salinidade, na forma de NaCl, parece não provocar deficiência de  $\text{K}^+$ , não comprometendo a eficiência fotoquímica, como pode ser verificado pelos dados da razão  $F_V / F_M$  dos tratamentos com aerosol salino (Figura 19).

Baixos potenciais hídricos podem afetar a capacidade fotossintética (KAISER, 1987). Contudo, estudos realizados com *Phaseolus vulgaris* submetidos a ciclos moderados e prolongados de seca revelaram não ocorrer qualquer modificação nos FS I e II, a despeito de **A** ter sido significativamente reduzida e do elevado grau de desidratação no mesófilo (CORNIC et al., 1987). Resultados similares foram obtidos com dois cultivares de trigo submetidos a estresse hídrico moderado e severo. Em ambos os casos a razão  $F_V / F_M$  não variou, para os dois cultivares, enquanto a taxa fotossintética e a concentração interna de  $\text{CO}_2$  decaíram, provavelmente, em virtude do fechamento estomático. A razão  $F_V / F_M$ , nos dois cultivares, não ultrapassou o

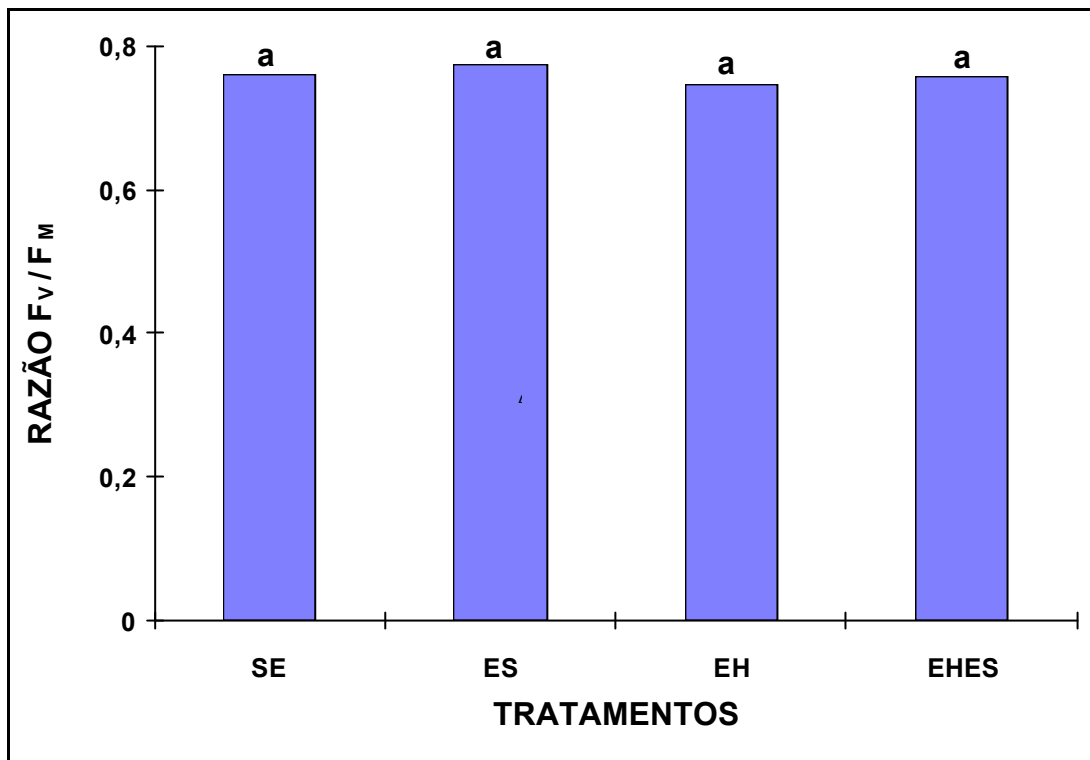


Figura 19 - Efeito dos tratamentos aplicados sobre a eficiência fotoquímica em *C. obtusifolia*, medida pela variação na razão  $F_v / F_m$ . SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino. Significativo a 5%, pelo teste Scott Knott.

valor de 0,770 (KICHEVA et al., 1994), próximo dos valores obtidos em *C. obtusifolia*.

A não-alteração da razão  $F_v / F_m$  em *C. obtusifolia*, em nenhum dos tratamentos com estresses, hídrico e, ou, salino, pode ter sido decorrente do baixo fluxo luminoso, ao qual as plantas ficaram expostas dentro da casa de vegetação, conforme sugerem BJORKMAN e POWLES (1984).

### 3.2.6. Análise de crescimento

#### 3.2.6.1. Área foliar (Af) e área foliar específica (A.F.E)

*C. obtusifolia* apresenta folhas compostas verdadeiras, trifolioladas, de formato, geralmente, obovado a arredondado (SCHULTZ, 1990).

A área foliar (Af) de *C. obtusifolia*, nos tratamentos ES, EH e EHES, decresceu significativamente ao longo dos ciclos de estresses, enquanto no tratamento SE ela foi sempre maior do que nos demais tratamentos, não se alterando ao longo dos ciclos (Figura 20A).

A redução da área potencialmente transpirante é mais uma das estratégias utilizadas pelas plantas para sobreviver a períodos de estresse hídrico. Esta redução assegura às plantas maior economia de água, preservando o mesófilo da dessecação, uma vez que a quantidade de água conservada numa folha reduzida é proporcionalmente maior do que numa folha de tamanho normal (NOBEL, 1991; LARCHER, 1995).

Na Figura 20B observa-se que a A.F.E, em *C. obtusifolia*, declinou significativamente, ao longo dos ciclos e de forma similar, em todos os tratamentos.

Isso indica que, no decorrer do experimento, mais água foi armazenada no mesófilo, contribuindo, em parte, para o desenvolvimento da suculência foliar e para a manutenção de um suprimento hídrico favorável às atividades metabólicas (STEWART, 1984; PESSARAKLI, 1994).

A redução na expansão da Af, em situações de estresse hídrico, como se observa nos tratamentos EH e EHES, pode ter sido devida à restrição da divisão e da expansão celulares, a um declínio do  $\Psi_s$  ou à interferência de reguladores de crescimento (PASSIOURA, 1986; PESSARAKLI, 1994).

Como em *C. obtusifolia*, nos tratamentos EH e EHES, a Af foi reduzida, a despeito de o  $\Psi_p$  não ter declinado, é possível que tenha ocorrido a transmissão do sinal de déficit hídrico da rizosfera para as folhas, por meio de um elemento de

caráter hormonal, o mesmo que estaria afetando a abertura estomática e que inibiu o crescimento das folhas.

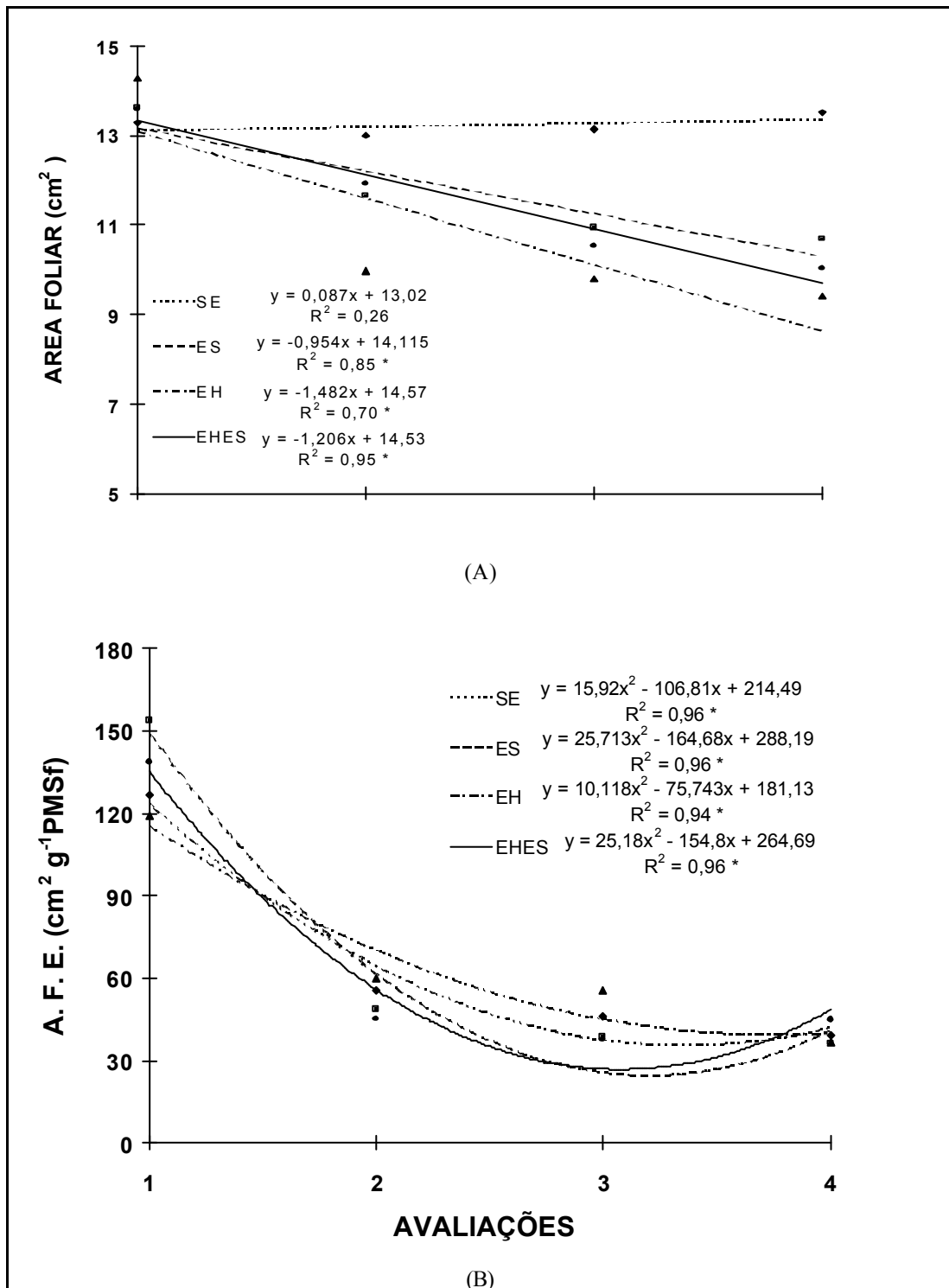


Figura 20 - Efeito dos tratamentos aplicados, ao longo dos ciclos, sobre a área foliar (A) e a área foliar específica (B) de *C. obtusifolia*. SE : sem

estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino.

Em espécies C-3, *Vitis vinifera* (SCHULTZAND e MATTHES, 1988), e C-4, *Triticum aestivum* (PASSIOURA, 1988), foi verificado que, em situações de déficit hídrico do solo, a expansão foliar era inibida, mesmo antes que qualquer variação do  $\Psi_w$  nas folhas fosse constatada. A redução, em ambos os casos, ocorreu independentemente de o  $\Psi_p$  ter se mantido. Foi sugerido que, para as duas espécies sob estresse, ocorria a transmissão de um sinal das raízes para as folhas. Este sinal sobrepujava o efeito da turgescência nas folhas, alterando de forma independente a expansão foliar.

Não se sabe qual elemento bioquímico poderia estar atuando como transmissor do sinal de déficit hídrico da rizosfera para as folhas, em *C. obtusifolia*. Ao ácido abscísico (ABA) têm-se atribuído vários fenômenos, relacionados com o estresse hídrico, entre eles o de redução no crescimento dos órgãos foliares (DAVIS et al., 1986). Quando raízes isoladas de *Pisum sativum* e *Commelina communis* foram expostas à secagem em corrente de ar, verificou-se incremento na concentração de ABA. Ao se incubar as raízes de plantas intactas em soluções contendo ABA, verificou-se incremento paralelo de ABA nas folhas. Sugeriu-se que esse regulador poderia ser sintetizado nas raízes, quando estas sofressem dessecação, e, posteriormente, transportado para a folha, onde controlaria o comportamento foliar (ZAHNG e DAVIES, 1987).

A salinidade também afeta a expansão foliar. Entretanto, como ela irá agir sobre o processo dependerá do tipo de estresse aplicado (PESSARAKLI, 1994). A redução da Af, em espécies de ambientes sujeitos à variação da salinidade, representa um importante mecanismo na prevenção da dessecação da planta, quando no ambiente se desenvolve um  $\Psi_s$  baixo, à semelhança das plantas em situações de déficit hídrico (FLOWERS et al., 1986).

Nos tratamentos com aerosol salino (ES e EHES), como não houve redução nos componentes do  $\Psi_w$ , é possível que a redução da Af esteja vinculada a um efeito direto do aerosol aplicado nas folhas. Nestes tratamentos, os decréscimos da Af e da A.F.E foram inversos ao incremento de suculência,

podendo ter colaborado para o seu desenvolvimento, fato este também observado em *Atriplex amnicola* (ASLAM et al., 1986).

A Af em *C. obtusifolia* parece ser mais afetada pelo estresse hídrico, pois no tratamento conjunto, EHES, o declínio da Af tende a ser mais acentuado do que no tratamento ES. Em *Spartina alterniflora* e *S. patens* foi observado que o decréscimo na área foliar foi mais acentuado quando o incremento na salinidade do solo era acompanhado pelo secamento do mesmo. Quando somente a salinidade aumentava em solo bem irrigado, o decréscimo foliar foi significativamente menor (NAIDOO et al., 1992).

A ação abrasadora do aerosol salino pode interferir na expansão foliar (WAISEL, 1972). Em *C. obtusifolia* verificou-se que, nos tratamentos com aerosol salino, as folhas apresentaram, como danos visíveis, manchas cloróticas e chamuscamento da borda foliar. Esta espécie, provavelmente, apresenta adaptações morfológicas, tal como uma cutícula desenvolvida, que imitam a ação abrasiva do aerosol. Porém, através da penetração dos sais pelas fissuras na cutícula, é possível ocorrer acúmulo de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no mesófilo (POLJAKOFF-MAYBER e GALE, 1975). Se este acúmulo foi excessivo, os íons de  $\text{Na}^+$  poderiam desestabilizar a membrana plasmática e até mesmo a lamela média, ao interferirem no papel estabilizador do  $\text{Ca}^{+2}$  nessas duas estruturas. Isto, por sua vez, comprometeria o crescimento foliar, por alterar a dinâmica do crescimento das células, que envolve constante adição de novas unidades de membrana à membrana plasmática e deposição de pectatos na parede celular (MARSCHNER, 1995).

### 3.2.6.2. Comprimento do caule e da raiz

Em *C. obtusifolia* todos os tratamentos com estresses (ES, EH e EHES) tenderam a reduzir o crescimento em extensão do caule. Nos tratamentos com aerosol salino (ES e EHES), o comprimento do caule tendeu a ser menor do que nos demais tratamentos (Figura 21A).

A inibição do crescimento do caule em *C. obtusifolia*, nos tratamentos com aerosol salino, provavelmente deve-se à ação direta do aerosol aplicado sobre a gema apical das plantas expostas ao estresse, que causou redução mais acentuada na velocidade de crescimento do órgão. Essa inibição pode ser devida à ação abrasadora do NaCl como ao acúmulo excessivo dos sais nos tecidos aéreos (FLOWERS et al., 1977).

WILKINSON (1994) verificou redução de 5% na altura das plantas de *Spartina alterniflora*, quando estas foram submetidas ao estresse salino na solução nutritiva. Foi sugerido que os íons de Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>, acumulados nos tecidos, poderiam estar interferindo na atividade da gema apical.

A queda na **A** de *C. obtusifolia*, observada nos tratamentos com aerosol salino, pode ter colaborado para um menor crescimento do caule, por causar uma redução na disponibilidade de assimilados para o crescimento contínuo dessas plantas, assegurando-lhes somente a sua manutenção no ambiente (PESSARAKLI, 1994).

No tratamento combinado EHES, ocorreu tendência de crescimento mais lento do caule. Esse fato pode ser devido ao fator adicional do menor potencial hídrico das plantas, que poderia ter provocado inibição na atividade da gema por meio de um sinal bioquímico, o qual que poderia estar atuando no fechamento estomático e na redução da Af (DAVIS et al., 1986; ZAHNG e DAVIES, 1987).

O crescimento caulinar em plantas submetidas a estresse hídrico também é afetado, especialmente se ocorre redução do turgor celular. Entretanto, o efeito do estresse dependerá da sua intensidade e da sensibilidade da espécie (STEWART, 1984).

No tratamento EH as plantas de *C. obtusifolia*, apesar de tenderem a ter o seu crescimento caulinar reduzido em relação ao tratamento sem estresse (SE), apresentaram acréscimos significativos no comprimento do órgão, ao longo dos ciclos. O menor comprimento caulinar, neste caso, provavelmente não foi devido a uma queda do  $\Psi_p$  nas plantas, visto que isso não ocorreu. A ação de um regulador de crescimento como o ABA (DAVIS et al., 1986) ou a queda na **A**,

observada nesse tratamento, poderiam estar limitando o processo de extensão caulinar (CHAPIN, 1991).

Os efeitos do estresse hídrico e, ou, salino parecem afetar menos o crescimento em extensão das raízes (PASSIOURA, 1986). Na Figura 21B observa-se que o comprimento das raízes em *C. obtusifolia*, nos quatro

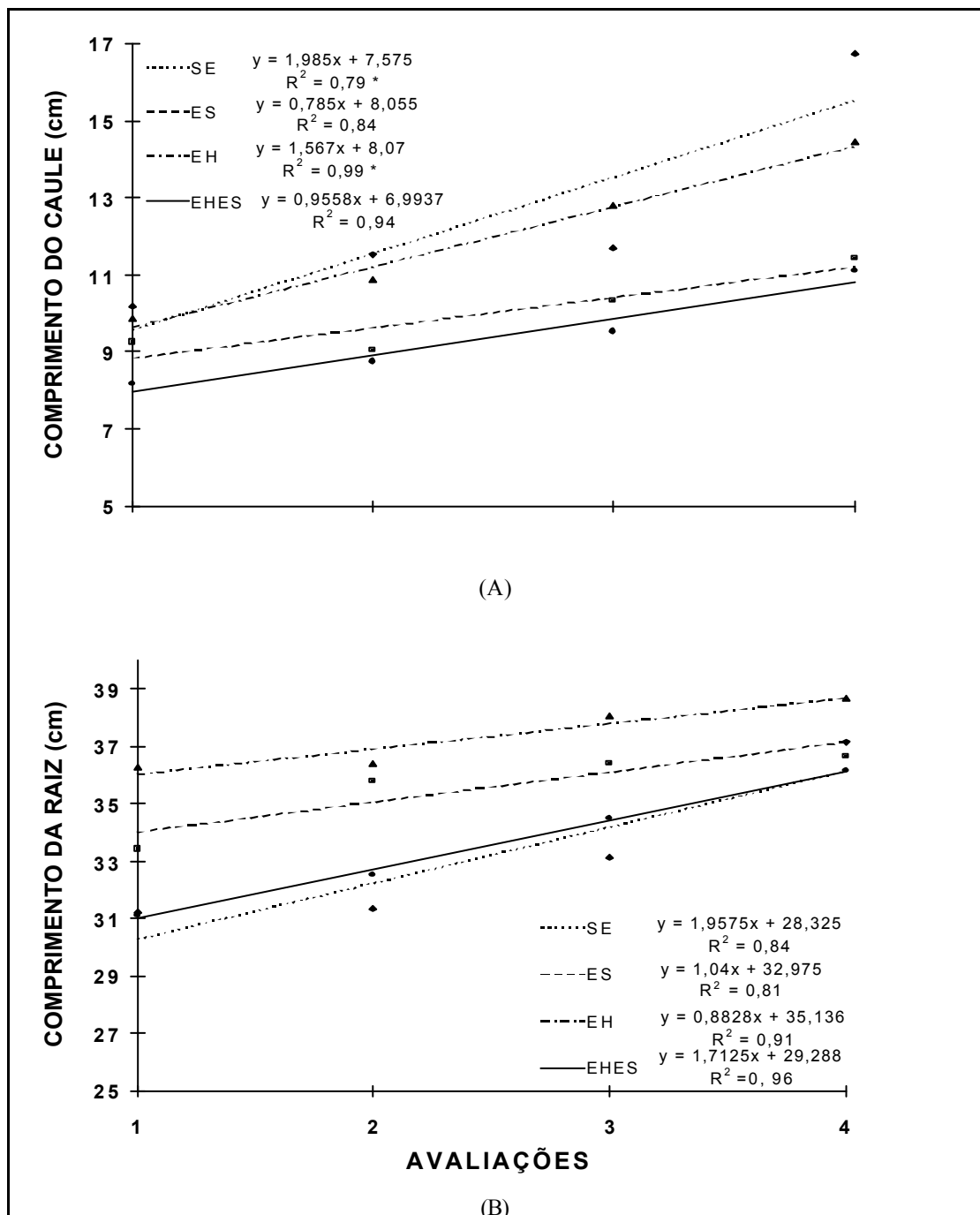


Figura 21 - Efeito dos tratamentos aplicados, ao longo dos ciclos, sobre o crescimento em extensão do caule (A) e da raiz (B) em *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino.

tratamentos, não sofreu variação significativa ao longo dos ciclos de estresses.

Em plantas que enfrentam déficits hídricos no solo, as raízes tendem a ter um crescimento mais acentuado do que a porção aérea, contribuindo para uma captação mais eficiente da água armazenada a grandes profundidades no solo (LARCHER, 1995).

O aerosol salino, possivelmente, não afetou o desenvolvimento das raízes, nos tratamentos ES e EHES, por ele ter sido aplicado somente na porção aérea das plantas. Ademais, em outras espécies, foi observado que, mesmo quando o NaCl era fornecido às raízes, a salinidade afetava mais o crescimento do caule do que o das raízes (PESSARAKLI, 1994).

Outra questão que pode ter colaborado para uma leitura não-diferencial dos valores do comprimento das raízes, nos quatro tratamentos, baseia-se no fato de que as plantas de dunas litorâneas, como *C. obtusifolia*, apresentam, caracteristicamente, um sistema radicular muito extenso (PFADENHAUER, 1978). Esta parece ser uma característica de algumas espécies, suculentas ou não, que habitam regiões sujeitas a variações bruscas do suprimento hídrico no solo, e que permite uma captura mais eficaz de água das chuvas ou daquela condensada na superfície do solo, quando a umidade atmosférica é alta (LARCHER, 1995).

### 3.2.6.3. **Peso da matéria seca (PMS)**

Em todos os tratamentos, aos quais *C. obtusifolia* foi submetida, houve aumento do peso da matéria seca nas folhas, ao longo dos ciclos de estresses. Entretanto, esses acréscimos só foram significativos nos tratamentos ES e EH

(Figura 22A). No tratamento ES, a produção de matéria seca pelas folhas foi mais marcante do que nos demais tratamentos com estresses aplicados.

O crescimento de plantas adaptadas às condições de salinidade é, até certo ponto, estimulado pela presença de NaCl. Esse aumento se traduz, principalmente, no incremento de matéria seca atribuído ao acúmulo dos íons inorgânicos  $\text{Na}^+ + \text{Cl}^-$  no vacúolo e ao paralelo acúmulo de solutos orgânicos, ambos desempenhando primariamente um papel osmorregulador. Nas halófitas, o incremento no peso da matéria seca é observado geralmente em concentrações salinas moderadas, de 5 a 250mM de NaCl. Acima destes valores é provável que o crescimento decline, em função de a capacidade de compartimentação dos íons no vacúolo ter excedido o seu limite (FLOWERS et al., 1986).

Em duas espécies de dunas litorâneas, *Cakile maritima* e *Salsola kali*, foi verificado incremento na produção de matéria seca, quando ambas as espécies foram tratadas com aerosol salino. Esse aumento foi devido ao acúmulo de íons  $\text{Na}^+$  e produtos orgânicos nas folhas. Inversamente, quando as plantas foram tratadas com NaCl na solução nutritiva fornecida às raízes, o crescimento foi fortemente reduzido (ROZEMA et al., 1982).

Plantas de *Aster tripolium* submetidas a diferentes concentrações de NaCl na solução nutritiva apresentaram ganho inicial de matéria seca nas folhas, seguido por declínio e posterior recuperação do peso. Esse comportamento oscilatório foi atribuído ao fato de que estas plantas estariam acumulando, além dos íons inorgânicos, produtos orgânicos que seriam utilizados no processo de ajuste osmótico e, posteriormente, consumidos, quando a planta se acomodasse à situação de salinidade (SHENNAN et al., 1987a).

Em geral, a quantidade de metabólitos acumulados sob condições de estresse, seja hídrico ou salino, é equivalente à quantidade requerida para a retomada do crescimento propriamente dito, ao fim do estresse (ASPINALL, 1986). Portanto, torna-se difícil determinar se o ganho de matéria seca nos órgãos, por acúmulo de solutos orgânicos, realmente constitui crescimento ou se não é uma forma de armazenagem, em razão da inabilidade temporária das plantas em utilizá-los.

Verificou-se que o ganho de matéria seca pelas folhas foi menor nos tratamentos com estresse hídrico (EH e EHES), apesar de no tratamento EH o ganho ter sido significativo ao longo dos ciclos. Nesses casos, a escassez de água no solo poderia estar afetando o crescimento das folhas, não por interferir nos componentes do  $\Psi_w$  das plantas, mas por dificultar a absorção

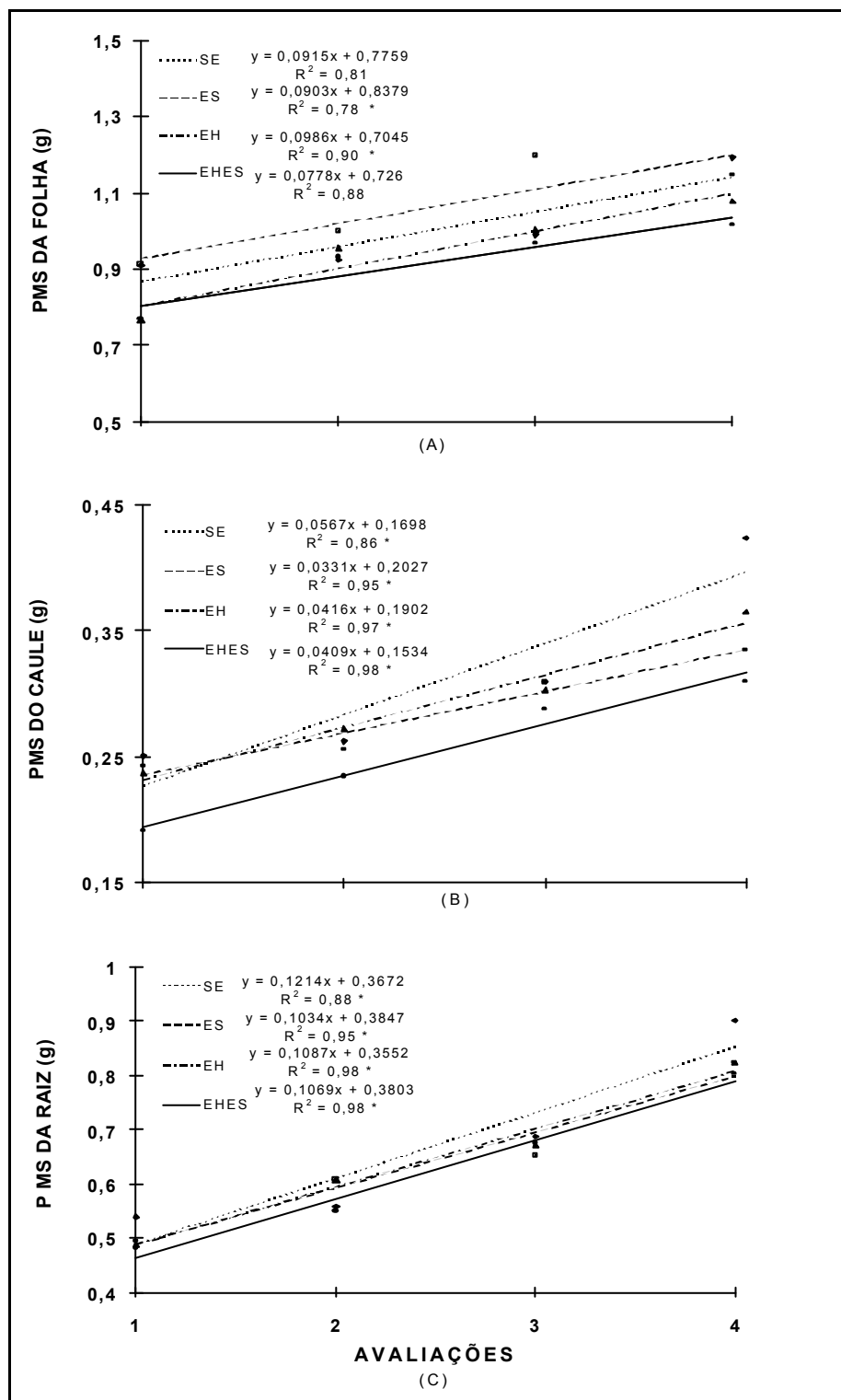


Figura 22 - Efeito dos tratamentos, ao longo dos ciclos, sobre o peso de matéria seca das folhas (A), do caule (B) e das raízes (C) de *C. obtusifolia*. SE : sem estresse; ES : estresse com aerosol salino; EH : estresse hídrico cíclico; e EHES : estresse hídrico cíclico + aerosol salino. de outros nutrientes minerais necessários para um processo de crescimento ótimo (MARSCHNER, 1995).

No tratamento SE, o ganho de matéria seca pelas folhas em *C. obtusifolia* tendeu a ser menor. É importante ressaltar que as condições deste tratamento, abstenção de aerosol salino e solo bem irrigado, não se encaixam com as condições naturais que a planta enfrenta no campo. Assim sendo, essas plantas estariam na verdade defrontando-se com uma situação incomum. É possível que, inicialmente, os indivíduos no tratamento SE estivessem acomodando sua fisiologia à nova situação, para posterior retomada do crescimento positivo, demonstrando que essa espécie não é totalmente dependente da salinidade para o seu desenvolvimento.

O ganho de matéria seca pelo caule de *C. obtusifolia* foi significativo, ao longo dos ciclos, em todos os tratamentos, e no tratamento SE este ganho foi mais destacado (Figura 22B). O menor crescimento em extensão desse órgão, nos tratamentos com estresses, provavelmente contribuiu para o menor ganho de matéria seca em relação ao tratamento SE. FLOWERS e YEO (1980) constataram que, em *Suaeda maritima*, o ganho de matéria seca pelo caule das plantas estressadas com NaCl não diferiu do valor encontrado nas plantas controle, apesar de ter sido, inicialmente, mais lento.

O reduzido ganho de massa seca pelo caule de *C. obtusifolia* submetida aos tratamentos com estresses hídrico e, ou, salino pode ser atribuído, em parte, ao decréscimo verificado na **A** dessas plantas, que, apesar de ter sido reduzida, foi suficiente para mantê-las vivas. A tendência geral é de os valores do peso da matéria seca do caule, nos tratamentos ES, EH e EHES, aproximarem-se do valor do tratamento SE, evidenciando que, mesmo sofrendo a ação dos dois estresses, *C. obtusifolia* está apta a desenvolver-se em um ambiente onde os estresses dessa natureza ocorrem.

Em *Phaseolus vulgaris* foi constatado que o acréscimo de NaCl na solução fornecida às raízes reduzia o ganho de matéria seca em todos os órgãos da planta, especialmente no caule e nas folhas. Esta queda foi atribuída, em parte, ao decréscimo na **A** (SEEMANN e CRITCHLEY, 1985).

O ganho de matéria seca pelas raízes de *C. obtusifolia*, em todos os tratamentos, teve um padrão muito semelhante entre si, incrementando

significativamente ao longo dos ciclos (Figura 22C). Acredita-se que isso se deva principalmente ao fato de que essa espécie apresenta, caracteristicamente, um sistema radicular muito extenso e desenvolvido. Por outro lado, pode ter havido maior translocação e acúmulo de fotoassimilados nas raízes, em detrimento do menor uso destes pela reduzida área foliar, nos tratamentos com estresses, podendo isso ter contribuído para o ganho de matéria seca pelas raízes (FLOWERS et al., 1977).

O sistema radicular das plantas parece ser menos sensível aos estresses salino ou hídrico do que os demais órgãos (PASSIOURA, 1986). Em plantas de *Suaeda maritima*, o ganho de matéria seca pelas raízes não sofreu qualquer variação significativa entre os tratamentos com estresse salino e o controle (FLOWERS e YEO, 1980). Em *Phaseolus vulgaris*, o ganho de matéria seca pelas raízes foi também menos afetado pelos tratamentos com NaCl do que nos demais órgãos da planta (SEEMANN e CRITCHLEY, 1985).

BRUN (1988) sugeriu que *C. obtusifolia* comportava-se como uma halófito facultativa, por ter o ganho de matéria seca, em todos os órgãos vegetativos da planta, declinando já a 50 mM de NaCl na solução fornecida às raízes. Na concentração de 250 mM de NaCl o crescimento foi completamente inibido. Isso ocorreu apesar de o estado hídrico da planta não ter variado significativamente. As concentrações de NaCl nos valores mencionados dificilmente são encontradas no solo de regiões de dunas litorâneas (BOYCE, 1954) Portanto, em campo, *C. obtusifolia* raramente se defronta com uma salinidade desenvolvida no solo. Porém, existe a ação da elevada salinidade das gotículas trazidas pelo aerosol marinho. Os resultados obtidos neste trabalho revelam que, pelo menos em relação ao aerosol salino aplicado, o processo de crescimento não foi totalmente inibido.

#### 4. RESUMO E CONCLUSÕES

Com o objetivo de estudar o comportamento ecofisiológico de algumas espécies da restinga, foram realizados dois experimentos.

No primeiro experimento, monitorou-se o potencial osmótico de três espécies na restinga de Setiba - Espírito Santo, *Canavalia obtusifolia*, *Jacquinia brasiliensis* e *Guapira pernambucensis*, que estão sujeitas à escassez de água e à ação da salinidade, na forma de aerosol. Foram realizadas coletas mensais, em blocos aleatórios, da folha mais jovem totalmente expandida de cada espécie, realizando-se a leitura do potencial osmótico do suco extraído, pelo método crioscópico.

As três espécies ajustavam o seu potencial osmótico às condições ambientais, de modo que o potencial de cada uma delas aumentava ou diminuía quando as chuvas eram escassas ou abundantes, respectivamente. *J. brasiliensis* apresentou os maiores valores médios do potencial osmótico, seguida por *G. pernambucensis* e, por último, *C. obtusifolia*, nas formações vegetais mais próximas da zona das marés. Em *G. pernambucensis*, que povoa três diferentes formações vegetais, verificou-se que o seu potencial osmótico tornava-se menos negativo à medida que aumentava a distância da zona das marés.

No segundo experimento, verificou-se o efeito dos estresses hídrico cíclico e aerosol salino sobre *C.obtusifolia*. As plantas, com 37 dias de idade, foram submetidas a quatro tratamentos: sem estresse (SE); estresse hídrico cíclico (EH); estresse com aerosol salino (ES); e estresse hídrico cíclico + aerosol salino (EHES). Nos tratamentos com estresse hídrico, a irrigação era suspensa até que o solo atingisse um potencial de aproximadamente -1,5 MPa. Nos tratamentos com salinidade, uma solução de 450 mM de NaCl foi aplicada, na forma de aerosol, sobre as folhas. Ambos os estresses eram aplicados diária e ciclicamente, por sete dias, perfazendo um total de oito semanas de estresses. Ao final de cada semana as plantas eram submetidas a uma simulação de chuva e os vasos dos tratamentos EH e EHES eram reirrigados à capacidade de campo (-0,03 MPa). Nos tratamentos SE e ES as plantas foram mantidas em solo na capacidade de campo. O delineamento experimental foi o de parcelas subdivididas, em fatorial 2x2, dispostas em blocos casualizados, com quatro repetições. A cada duas semanas foram realizadas as avaliações dos parâmetros fisiológicos e de crescimento.

O aerosol salino e o estresse hídrico provocaram, de forma similar, elevação significativa dos potenciais osmótico e de pressão nas folhas, em relação às plantas do tratamento SE. Entretanto, o potencial hídrico não variou significativamente em nenhum dos tratamentos aplicados. Nos tratamentos com estresses foi verificado um ajuste osmótico nas folhas em relação ao tratamento SE. Os maiores valores foram observados nas plantas dos tratamentos com aerosol (ES e EHES).

O estresse hídrico provocou aumento significativo no conteúdo de prolina nas plantas do tratamento EH, ao longo dos ciclos. Nos demais tratamentos também houve acúmulo, porém reduzido. O aerosol salino e o estresse hídrico afetaram, de forma semelhante, a fotossíntese líquida, a resistência estomática e a transpiração, em relação ao tratamento SE. As eficiências no uso da água e fotoquímica das folhas não sofreram variações significativas em nenhum dos tratamentos aplicados.

A área foliar e a área foliar específica foram reduzidas significativamente em todos os tratamentos com estresses. A suculência foliar foi significativamente

incrementada pelos tratamentos com aerosol salino. Os tratamentos com estresses provocaram redução no crescimento em extensão do caule das plantas, especialmente nos tratamentos com aerosol salino. O crescimento da raiz, por sua vez, não foi afetado por nenhum dos tratamentos. O ganho de matéria seca pela planta não declinou em nenhum dos tratamentos. O tratamento com aerosol salino (SE) provocou incremento significativo da matéria seca nas folhas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMAD, I., LARCHER, F., STEWART, G.R. Sorbitol, a compatible osmotic solute in *Plantago maritima*. **New Phytol.**, v. 82, p. 671-78, 1978.
- AHMAD, I., WAINWRIGHT, S.J., STEWART, G.R. The solute and water relations of *Agrostis stolonifera* ecotypes differing in their salt tolerance. **New Phytol.**, v. 87, p. 615-29, 1981.
- ALBERDI, M., RAMIREZ, C. Estudios en la zonación de la vegetación superior del litoral de Mehuim (Valdivia, Chile) em base a valores osmóticos. **Phyton**, v. 24, n. 2, p. 77-83, 1967.
- ANDRADE, M.A.B. Balanço de íons em plantas e no solo de praias arenosas litorâneas. I. **Cien. Cult.**, v. 23, n. 1, p. 56-67, 1970.
- ANDRADE, M.A.B. Balanço de íons em plantas e no solo de praias litorâneas. II. **Cien Cult.**, v. 29, n. 11, p. 1283-90, 1977.
- ARORA, S., SARADHI, P.P. Light induce enhancement in proline levels in *Vigna radiata* exposed to environmental stress. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 22, p. 383-86, 1995.
- ASLAM, Z., JESCHKE, W.D., BARRELT-LENNARD, E.G. **et al.** Effects of external NaCl on growth of *Atriplex amnicola* and the ion relations and carbohydrate status of leaves. **Plant, Cell, Environ.**, v. 9, p. 571-80, 1986.
- ASPINALL, D. Metabolic effects of water and salinity stress in relation to expansion of the leaf surface. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 59-73, 1986.

- BALL, M.C. salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*.I. water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 15, p. 447-64, 1988.
- BALL, M.C., CHOW, W.S., ANDERSON, J.M. Salinity induced potassium deficiency causes loss of functional photosystem II in leaves of the grey mangrove, *Avicennia marina*, through depletion of atrazine binding polypeptide. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 14, p. 354-61, 1987.
- BALL, M.C., FARGUHAR, G.D. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. **Plant Physiol.**, v. 74, p. 7-11, 1984.
- BARBOUR, M.G. Salt spray as a microenvironmental factor in the distribution of beach plants at Point Reyes, California. **Oecol.(Berl.)**, v. 32, p. 2213-24, 1978.
- BATES, M.C., WALDREN, R.P., TEAR, J.D. Rapid determination of free proline for stress studies. **Plant Soil**, v. 35, p. 205-207, 1973.,
- BJORKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In : **Enc. Plant Physiol.**, Physiological plant ecology I. Berlin : Springer-Verlag, v.12A, p.57-107, 1981.
- BJORKMAN, O., POWLES, S.B. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress : interaction with light level. **Planta**, v. 161, p. 490-504, 1984.
- BJORKMAN, O., DENNING, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 175, p. 489-505, 1987.
- BLUM, A. Breeding crop varieties for stress environments . **Crit. Rev. Plant Sci.**, v. 2, n. 3, p. 199-238, 1989.
- BOYCE, S.G. The salt spray community. **Oecol. Monogr.**, v. 24, n. 1, p. 29-64, 1954.
- BRADLEY, P.M., MORRIS, J.T. Relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora*, Loisel. **J. Exp. Bot.**, v. 42, n. 245, p. 1525-32, 1991.
- BRUN, A. Effects de NaCl sur une halophyte tropicale ( *Canavalia obtusifolia* D.C.) : croissance, distribution de Na<sup>+</sup> et K<sup>+</sup> état hydrique. **Oecol. Plant.**, v. 9, n.2, p. 173-86, 1988.

- BUTTLER, W.L. Chlorophyll fluorescence : a probe for electron transfer and energy transfer. In : **Enc. Plant Physiology**. Photosynthesis . I. Berlin : Springer-Verlag, v. 5, p. 122-45, 1977.
- CAVALIERI, A. J., HUANG, A.H.C. Evaluation of proline accumulation in the adaptation of diverse species of marsh halophytes to the saline environment. **Amer. J. Bot.**, v. 66, n. 3, p. 307-12, 1979.
- CHAPIN, F.S. Integrated responses of plants to stress : a centralized system of physiological responses. **Biosci.**, v. 41, n. 1, p. 29-36, 1991.
- CHEESMAN, J.M. Mechanisms of salinity tolerance in plants. **Plant Physiol.**, v. 8, p. 547-50, 1988.
- CLIPSON, N.J.W. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima*, L. DUM. Growth, ion and water relations and gas exchange in response to altered salinity. **J. Exp. Bot.**, v. 38, n. 197, p. 1996-2004, 1987.
- CORNIC, G. PAPAGEORGOU, I., LOUASON, G. Effect of a rapid and slow drought cycle followed by rehydration on stomatal and non stomatal components of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. **J. Plant Physiol.**, v. 126, p. 309-18, 1987.
- DAVIS, W.J., METCALFE, J., LODGE, T.A. **et al.** Plant growth substances and the regulation of growth under drought. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 105-25, 1986.
- DUNN, G.M., NEALES, T.F. Are the effects of salinity on growth and gas exchange related. **Photos.**, v. 29, n. 1, p. 33-42, 1993.
- FARGUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Ann. Rev. Plant. Physiol.**, v. 33, p. 317-45, 1982.
- FENG, Y., LI, X., BOERSMA, L. Roles of osmotic adjustment and turgor potential in leaf area expansion. **Physiol. Plant.**, v. 90, p.1-8, 1994.
- FLANAGAN, L.B., JEFFERIES, R.L. Stomatal limitation of photosynthesis and reduced growth of the halophyte, *Plantago maritima* L, at light salinity. **Plant, Cell, Environ.**, v.11, p. 239-45, 1988.
- FLOWERS, T.J., HAJIBAGHERI, M.A., CLIPSON, N.J.W. Halophytes. **Quart. Rev. Biol.**, v. 61, n. 3, p. 313-37, 1986.
- FLOWERS, T.J., LUDLOW, M.N. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water stressed pigeon-pea (*Cajanus cajan* L. Millsp) leaves. **Plant, Cell, Environ.**, v. 9, p. 33-40, 1986.

- FLOWERS, T.J., TROKE, P.F., YEO, A.R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v. 28, p. 89-121, 1977.
- FLOWERS, T.J., YEO, A.R. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* L. Dum. : evaluation of the effect of the salinity upon growth. **J. Exp. Bot.**, v. 31, p. 1171-83, 1980.
- FLOWERS, T.J., YEO, A.R. Ion relations of plants under drought and salinity. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 75-91, 1986.
- GOLLAN, T., PASSIOURA, J.B., MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 959-64, 1986.
- GORHAM, J., PAPA, R., ALOY-LLEONART, M. Varietal differences in sodium uptake in barley cultivars exposed to soil salinity or salt spray. **J. Exp. Bot.**, v. 45, n. 276, p. 895-901, 1994.
- GROF, C.P.L., JHONSTON, M., BROWELL, P.F. In vivo chlorophyll a fluorescence in sodium deficient C4 plants. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 589-95, 1986.
- HELLEBUST, J.A. Osmoregulation. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v. 27, p. 485-91, 1976.
- HENRIQUES, R.P.B., HAY, J.D. Nutrient content and the structure of plant community on a tropical beach dune system in Brazil. **Acta Oecol.**, v. 13, p. 101-17, 1992.
- HOLTON, B., JOHNSON, A.F. Dune scrub communities and their correlation with environmental factors at Point Reyes Seashore, California. **J. Biogeo.**, v. 6, p. 317-28, 1979.
- JEFFERIES, R.L., RUDMIK, T., DILLON, E.M. Responses of halophytes to high salinities and low water potentials. **Plant Physiol.**, v. 64, p. 989-94, 1979.
- JOYCE, P.A., PALEG, L.C., ASPINALL, D. The requirement for low intensity light in the accumulation of proline in response to water deficit. **J. Exp. Bot.**, v. 35, p. 209-18, 1984.
- JOYCE, P.A., ASPINALL, D., PALEG, L.C. Photosynthesis and accumulation of proline in response to water deficit. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 19, p. 249-61, 1992.
- KAISER, W.N. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiol. Plant.**, v. 71, p. 142-49, 1987.
- KANNAN, S. Foliar absorption and transport of inorganic nutrients. **Plant Soil** v. 4, n.4, p. 341-75, 1974.

- KICHEVA, M.I., TSONEV, T.D., POPOVA, L.P. Stomatal and non stomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subject to water stress. **Photos.**, v. 30, n. 1, p. 107-16, 1994.
- LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3 ed., Berlin : Academic Press, 1995. 506p.
- LONGSTRATH, D.J., NOBEL, P.S. Salinity effects on leaf anatomy : consequences for photosynthesis. **Plant Physiol.**, v. 63, p. 700-03, 1979.
- LONGSTRATH, D.J., BOLANOS, J.A., SMITSH, J.E. Salinity effects on photosynthesis and growth in *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. **Plant Physiol.**, v. 75, p. 1044-47, 1984.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2 ed., California : Academic Press, California, 1995. 889p.
- MUNNS, R. Why measure osmotic adjustment. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 15, p. 717-26, 1986.
- MUNNS R., TERMNAT, A. Whole plant responses to salinity . **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 143-60, 1986.
- NAIDOO, G., Mc KEE, K., MENDELSSOHN, J.A. Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *S. patens* (Poaceae). **Am. J. Bot.**, v. 79, n. 7, p. 765-70, 1992.
- NAIDU, B.P., JONES, G.P., PALEG, L.G. **et al.** A. Proline analogus in *Melaleuca* species : responses of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 14, p. 667-77, 1987.
- NOBEL, P.S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. California : Academic Press, 1991. 635p.
- OLIVEIRA L.B., e PAULA, J. L. Análises físicas de solo. In :. Manual de análises de solo EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUARIA, São paulo, 1979.
- OOSTING, F.J., BILLINGS, W.D. Factors effecting vegetational zonation on coastal dunes. **Ecol.**, v. 23, n. 2, p. 131-42. 1942.
- OSMOND, C.B. Crassulacean acid metabolism : a curiosity in context. **Annu. Rev. Plant Physiol.**, v. 29, p. 379-414, 1978.
- PASSIOURA, J.B. Resistance to drought and salinity : avenues for improvement. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 13, p. 191-201, 1986.

- PASSIOURA, J.B. Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. **Aust. J. Plant. Physiol.**, v. 15, p. 687-93, 1988.
- PAULA, J. L. Análises química de solo. In :. Manual de análises de solo EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUARIA, São paulo, 1979.
- PEARCY, R.W., USTIN, S.L. Effects of salinity on growth and hpotosynthesis of three California tidal marsh species. **Oecol.**, v. 62, p. 68-73, 1984.
- PEREIRA, O.J. Caracterização fitofisionômica da restinga de Setiba, Guarapari, Espírito Santo. In: SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE. ESTRUTURA, FUNÇÃO E MANEJO, 2. Águas de Lindóia, São Paulo, ACIESP, 1990. v.3, p. 207-19.
- PERERA, L.K.R.R., ROBINSON, M.F., MANSFIELD, T.A. Responses of the stomata of *Aster tripolium* to calcium and sodium ions in relation to salinity tolerance. **J. Exp. Bot.**, v. 46, n. 287, p. 623-29, 1995.
- PERERA, L.K.R.R., MANSFIELD, T.A., MALLOCH, A.J.C. Stomatal responses to sodium ions in *Aster tripolium* : a new hypotesis to explain salinity regulation in above ground tissues. **Plant, Cell, Environ.**, v. 17, p. 335-40, 1994.
- PESSARAKLI, M. **Handbook of plant and stress crop**. New York : Marcel Dekker, 1994. 697 p.
- PFADENHAUER, J. Contribuição ao conhecimento da vegetação e de suas condições de crescimento nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. **Rev. Bras. Biol.**, v. 38, p. 827-36, 1978.
- POLJAKOFF-MAYBER, A., GALE, J. **Plants in saline environment** : ecological studies. New York : Spring -Verlag, 1975. v 15, 213 p.
- RIHEL, T., UNGAR, I.A. Growth, water potential and ion accumulation in the inland halophyte *Atriplex triangularis* under saline field condition. **Acta Oecol.**, v. 4, n. 1, p. 27-39, 1983.
- ROBERTSON, K.P., WAINWRIGHT, S.J. Photosynthetic responses to salinity in to clones of *Agrostis stolonifera*. **Plant, Cell, Environ.**, v. 10, p. 45-52, 1987.
- ROBISON, S.P., DOWNTON, W.J.S. Potassium, sodium, chloride concentrations in leaves and isoleted chloroplasts of the halophyte *Suaeda australis* Rbr. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 12, p. 471-9, 1985.
- ROBISON, S.P., DOWNTON, W.J.S., MILLHOUSE, J.A. Photosynthesis and ion content of leaves of isoleted chloroplasts of salt stressed spinach. **Plant Physiol.**, v. 72, p. 238-43, 1983.

- ROZEMA, J., BIJL, F., DUECK, T. **et al.** Salt spray stimulated growth in strand line species. **Physiol. Plant.**, v. 56, p. 204-10, 1982.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADESTREET, E.D. **et al.** Sap pressure in vascular plants. **Sci.**, v. 194, p.339-46, 1965.
- SCHULTZ, A. **Introdução à botânica sistemática.** Porto Alegre : Ed. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1990. 414 p.
- SCHULTZAND, H.R., MATTHES, M.A. Vegetative growth distributions during water deficits in *Vitis vinifera* L. **Aust. J. Plant Physiol.**, v. 15, p. 641-56, 1988.
- SCHULZE, E.-D. Whole plant responses to drought. **Aust. J. Plant Physiol.** v. 13, p.127-41, 1986.
- SEEMANN, J.R., CRITCHLEY, C. Effects of salt stress on growth, ion contents, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of salt sensitive species, *Phaseolus vulgaris* L. **Planta**, v. 165, p. 151-62, 1985.
- SEEMANN, J.R., SHARKEY, T.D. Salinity and nitrogen effects on photosynthesis, ribulose 1,5 biphosphate carboxylase and metabolite pool sizes in *Phaseolus vulgaris* L. **Plant Physiol.**, v. 82, p. 555-60, 1986.
- SHARKEY, T.D. Photosynthesis in intact leaves of C3 plant : physics, physiology and rate limitation. **Bot. Rev.**, v. 51, p. 53-105, 1985.
- SHENNAN, C., HUNT, R., MACROBBIE, E.A.C. Salt tolerance in *Aster tripolium* L. .I. The effect of salinity on growth. **Plant, Cell, Environ.**, v. 10, p. 59-65, 1987a.
- SHENNAN, C., HUNT, R., MACROBBIE, E.A.C. Salt tolerance en *Aster tripolium* L. II. Ionic regulation . **Plant, Cell, Environ.**, v. 10, p. 67-74, 1987b.
- SLAVIK, B. **Methods of studing plant water relations.** Prague : Czechoslovak Academy of Science, 1974. 451 p.
- SLATYER, R.O. **Plant water relationship.** New York : Academic Press, New York, 1967. 336 p.
- SMIRNOFF, N. **Environment and plant metabolism, flexibility and acclimation.** United Kingdon : Bios Scientific Publishers, 1995. 270 p.
- STEWART, F.C. **Plant physiology : a treatise.** Florida : Academic Press, 1984. 601 p.

- TREJO, C.L., DAVIES, W.J. Drought induced closure of *Phaseolus vulgaris* L. precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. **J. Exp. Bot.**, v. 42, n.2 45, p. 1507-15, 1991.
- TYREE, M.T., JARVIS, P.G. Water in tissues and cells. In : **Enc. Plant Physiol.** physiological plant ecology II : Water relation and Carbon assimilation. Berlin : Springer-Verlag, V. 12B, p. 35-77, 1982.
- WASEL, Y. **Biology of halophytes**. New York : Academic Press, 1972. 395 p.
- WILKINSON, R.E. **Plant environment interactions**. New York : Marcel Dekker, 1994. 597 p.
- YEO, A.R. Salinity resistance : physiologies and prices. **Physiol. Plant.** v. 58, p. 214-22, 1983.
- ZAHNG, J., DAVIES, W.J. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. **J. Exp. Bot.**, v. 38, n. 191, p. 2015-23, 1987.